

UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Facultade de Psicoloxía

Departamento de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía



CORRELATOS PSICOFISIOLÓGICOS DE LA
DETECCIÓN EXPLÍCITA E IMPLÍCITA DE
CAMBIOS EN EL MEDIO VISUAL

TESIS DOCTORAL

Directoras

Dra. Elena Amenedo Losada

Dra. Paula Pazo Álvarez

Autor

Álvaro Darriba Domínguez

Santiago de Compostela, 2011



FACULTADE DE PSICOLOXÍA
Dpto. de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía

Campus universitario sur · 15782 Santiago de Compostela
Tfno.: 981 563 100 · Fax 981 521 581

M^a ELENA AMENEDO LOSADA, Profesora Titular de Psicobioloxía, no Departamento de Psicoloxía clínica e Psicobioloxía, da Universidade de Santiago de Compostela, e PAULA PAZO ÁLVAREZ, Profesora Axudante Doutor LOU no mesmo departamento,

INFORMAN:

Que a Tese de Doutoramento titulada 'Correlatos psicofisiolóxicos da detección explícita e implícita de cambios no medio visual' foi realizada baixo a súa dirección por Don Álvaro Darriba Domínguez, no Departamento de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía da Universidade de Santiago de Compostela.

Que o citado traballo de investigación reúne todas as esixencias científicas e formais requiridas pola normativa vixente para optar ao Grao de Doutor pola Universidade de Santiago de Compostela.

POLO TANTO,

Emiten a autorización preceptiva para a súa aceptación e posterior defensa pública.

Santiago de Compostela, 26 de Xullo de 2011

Asdo.: M^a Elena Amenedo Losada

Asdo.: Paula Pazo Álvarez

Asdo.: Álvaro Darriba Domínguez

(Sinatura preceptiva do doutorando, punto 3 da Normativa)

AGRADECIMIENTOS

Quixera expresar a miña máis fonda gratitude a Elena Amenedo, a miña directora de tese, por ter confiado en min dende o principio e darme a oportunidade de traballar e sobre todo aprender con ela, pola súa sabia orientación, paciencia e constante apoio en todas as circunstancias, alén do que podería agardar, e polas súas mostras de agarimo, ás veces tan necesarias.

Desexo tamén agradecer a Paula Pazo, a miña directora de tese, todo o que me ten ensinado ao longo destes anos. Grazas por me ter animado a superarme, pola súa inquietude e constante desexo de descubrir, de aprender. Polas súas constantes contribucións e permanente guía. Por ser un exemplo para min, profesional e humano. Polo seu ánimo e presenza de espírito.

Gustárame dedicar tamén un agradecemento especial a Almudena, pola súa colaboración nos inicios deste traballo e a súa constante dispoñibilidade.

A todos os meus 'suxeitos experimentais', por soportaren con bo humor as longas sesión de rexistro, ás veces non exentas de dificultades e por se prestaren a colaborar sempre que precisei da súa participación.

Aos meus compañeiros do Departamento de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía, por faceren sempre un oco nas súas axendas para colaborar na posta a punto dos experimentos e participar nos rexistros cando foi necesario.

Grazas a María e Raquel, elas saben ben por qué.

Quero amosar a miña gratitude, con especial agarimo, a Tracey, por tantos anos de presenza constante, dun ou doutro xeito, e por ter tido sempre tempo para me escoitar, animar e sorprender. Aínda que estea lonxe.

Quixera tamén agradecerlle aos meus país o seu apoio incondicional, amor e comprensión ao longo de toda a miña vida. Nada tería sido posible sen eles.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN.....	1
1. Detección de cambios en el medio visual.....	7
1.1. Concepto de cambio.....	7
1.2. Ceguera al cambio (CC).	9
1.2.1. Paradigmas de estudio de la CC.....	10
1.2.2. Atención y detección de cambios.....	12
1.2.3. Memoria y detección de cambios.	16
1.2.4. Teoría de la Coherencia.....	19
1.3. Detección implícita de cambios.	21
2. Bases neurales de la detección de cambios.	25
2.1. Estudios de neuroimagen funcional (iRMF)	25
2.2. Estudios de potenciales evocados (PE).....	29
2.3. Otros estudios.....	31
3. Actividad oscilatoria en el electroencefalograma (EEG).	33
3.1. Introducción.....	33
3.2. Relación de las bandas theta y alpha con los procesos implicados en la detección de cambios	39
3.2.1. Theta.....	40
3.2.2. Alpha.....	44
3.3. Análisis de la actividad oscilatoria.....	49
3.3.1. Descripción de la actividad oscilatoria.	49
3.3.2. Medidas derivadas del análisis TF.	52
3.3.2.a. Amplitud.	52

3.3.2.b. Fase.....	55
3.3.3. Análisis de tiempo-frecuencia (TF).	56
3.3.3.a. Transformada de Fourier corta.....	56
3.3.3.b. Transformada wavelet.....	57
3.3.4. Análisis de tiempo-amplitud y análisis TF.....	59
II. PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS DEL ESTUDIO	61
III. EXPERIMENTO 1.	65
1. Introducción.....	65
2. Método.....	66
2.1. Participantes.....	66
2.2. Estímulos y procedimiento.....	67
2.3. Registro y análisis de los datos conductuales.....	69
2.4. Registro electrofisiológico.....	69
2.5. Análisis de la actividad oscilatoria.....	70
2.6. Análisis estadístico de la actividad oscilatoria.....	72
2.7. Obtención y análisis de PE.....	73
3. Resultados.....	74
3.1. Resultados conductuales.....	74
3.2. Resultados del análisis de TF.....	77
3.3. Resultados del análisis de PE.....	82
3.3.1. Resultados ante S1.....	83
3.3.2. Resultados ante S2.....	83
IV. EXPERIMENTO 2.....	85
1. Introducción.....	85

2. Método.....	86
2.1. Participantes.....	86
2.2. Estímulos y procedimiento.....	86
2.3. Registro electrofisiológico.....	89
2.4. Análisis de la actividad oscilatoria.....	89
2.5. Análisis estadístico de la actividad oscilatoria.....	90
3. Resultados.....	91
3.1. Resultados conductuales.....	91
3.2. Resultados del análisis TF.....	91
 V. DISCUSIÓN.....	 95
1. Resultados conductuales.....	95
2. Actividad oscilatoria relacionada con la detección de cambios.....	97
3. Actividad oscilatoria relacionada con la ceguera al cambio (CC).....	98
4. Detección implícita de cambios.....	106
 VI. CONCLUSIONES.....	 109
 VII. LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y PROPUESTAS FUTURAS.....	 113
 VIII. BIBLIOGRAFÍA.....	 119
 IX. ANEXOS.....	 135

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1.Promedios de ensayos disponibles con y sin cambio para cada condición experimental en relación al grado de confianza de los participantes en sus respuestas.....	75
TABLA 2. Promedios generales de las tasas de detección correcta, ceguera al cambio, no cambio correctamente detectado y falsa alarma.....	76
TABLA 3. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas (condición * electrodo) realizados sobre los datos TF.....	79

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Representación en el dominio del tiempo de una onda, señalando su período (T) y Amplitud (A). Representación compleja de los distintos puntos señalados en la onda.....	49
FIGURA 2. Representación de ondas con distintos parámetros de frecuencia, fase y amplitud.....	50
FIGURA 3. Representación esquemática de un ensayo (cambio en el elemento superior derecho) en el Experimento 1.....	68
FIGURA 4. Análisis TF en un rango de frecuencias de 2 a 30 Hz sobre los electrodos de línea media Fz, Cz, Pz y Oz promediados entre sujetos.....	78
FIGURA 5. Diferencias en los efectos pre-cambio encontrados en las bandas theta y alpha.....	80
FIGURA 6. Diferencias en el efecto post-cambio en la banda theta.....	81
FIGURA 7. Diferencias en el efecto post-cambio en la banda beta.....	82
FIGURA 8. Trazados de PE en la localización Pz en las diferentes condiciones experimentales. Mapas topográficos de distribución de potencial.....	84
FIGURA 9. Representación esquemática de un ensayo en el Experimento 2.....	88
FIGURA 10. Resultados obtenidos en el Experimento 2.....	92

I. INTRODUCCIÓN

El medio visual se compone de escenas que por lo general contienen una ingente cantidad de información. Solemos creer que poseemos en cada instante una representación mental precisa y accesible de todo aquello que nos rodea (Levin, Drivdahl, Momen, & Beck, 2002; Levin, Momen, Drivdahl, & Simons, 2000), pero las investigaciones muestran, sin embargo, que no siempre somos conscientes de todo lo que vemos (Rensink, 2002a) y que, de hecho, a menudo experimentamos grandes dificultades para responder a preguntas sencillas acerca del contenido de nuestra experiencia visual. A causa de estas limitaciones, para conducirnos en el medio necesitamos disponer de mecanismos que nos permitan discriminar la información relevante para nuestra conducta de aquella que no lo es, con el objetivo de optimizar el uso de nuestros recursos cognitivos. Estos mecanismos, además de facilitar el procesamiento de algunos estímulos, reducen el nivel de procesamiento de todos los demás, con lo cual su papel va más allá de la mera orientación hacia aquello que es relevante, e implica procesos de memoria, atención y funciones ejecutivas. De este modo, la aplicación selectiva de nuestros recursos sobre la información procedente del entorno conduce a que sólo una parte de la misma sea procesada de manera consciente, codificada y organizada para proporcionar una representación coherente del medio.

Buena parte de la información relevante para la interpretación del entorno procede de los cambios que se producen en él, lo que convierte a la capacidad para detectarlos en una importante adaptación ecológica, fundamental para la supervivencia. Nuestra propia experiencia cotidiana nos muestra constantemente la importancia de esta habilidad, hasta el punto de que puede hacernos suponer que casi cualquier cambio

que se produzca en nuestro entorno será inmediatamente detectado. Sin embargo, las personas somos a menudo incapaces de percibir cambios importantes a nuestro alrededor, incluso bajo condiciones presumiblemente muy favorables para su detección. Este fenómeno, conocido como *ceguera al cambio* (CC) (Simons & Levin, 1997), revela que la representación consciente de nuestro entorno visual padece de importantes limitaciones. El hecho de que los mismos cambios que han pasado desapercibidos sean fácilmente detectados una vez que se dirige la atención hacia ellos revela varios aspectos importantes. En primer lugar, que este fenómeno no es debido a que por sus características físicas los cambios sean difíciles de percibir. En segundo lugar, que la memoria, y particularmente la atención están implicadas de un modo crucial en la detección consciente de un cambio. En consecuencia, los paradigmas de ceguera al cambio pueden ser una excelente herramienta para el estudio de las relaciones entre atención y memoria.

En circunstancias normales, cualquier cambio en el medio visual produce una señal de transición, análoga a una señal de movimiento (Klein, Kingstone, & Pontefract, 1992). Las señales de transición tienen la capacidad de capturar automáticamente la atención del observador y facilitar así la detección consciente de un cambio. Sin embargo, cuando estas señales están ausentes o se enmascaran, incluso cambios importantes y previamente advertidos pueden pasar desapercibidos. Bajo tales circunstancias, se considera que la detección de un cambio descansa en la eficiencia de mecanismos de atención voluntarios dedicados a buscar activamente el cambio una vez se ha producido (Simons, 2000). Esta búsqueda requiere de un proceso de comparación entre las escenas pre- y post-cambio en la que los observadores deben haber representado ambas con detalle suficiente como para soportar dicha comparación. Esto significa que la CC podría tener diferentes causas y afectar a diferentes fases del

procesamiento de una escena visual. Una codificación deficiente o inadecuada de alguna de las dos imágenes o un fallo en el proceso de comparación en sí mismo a pesar de que se hayan representado en detalle, podría llevar a que un cambio pase inadvertido. Por lo tanto, el despliegue de la atención sobre una escena, necesario para codificar la identidad de los objetos en la memoria a lo largo del tiempo, es crítico en el proceso de detección de cambios. Sin embargo, varios estudios han apuntado que este despliegue puede no garantizar que un cambio en la escena vaya a ser detectado (Levin & Simons, 1997; O'Regan, Deubel, Clark, & Rensink, 2000). El modo en el que los observadores emplean sus recursos, que puede variar en función de sus intereses y estrategias, debe además adecuarse a las características de los estímulos y de la tarea ejecutada.

El fenómeno de CC no se circunscribe a determinados tipos de imágenes o condiciones experimentales. En las últimas décadas se ha acumulado evidencia de que puede generarse ante estímulos con muy diferentes grados de realismo, desde imágenes geométricas muy esquemáticas (Fernández-Duque & Thornton, 2000; Koivisto & Revonsuo, 2003) y caracteres alfanuméricos (Niedeggen, Wichmann, & Stoerig, 2001) presentados en la pantalla de un ordenador hasta interacciones en el mundo real (Simons & Levin, 1998), pasando por rostros humanos (Eimer & Mazza, 2005), colores (Wilken & Ma, 2004), dibujos de diferentes objetos (Wilenius-Emet, Revonsuo, & Ojanen, 2004) y fotografías de escenas naturales (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997; O'Regan, Deubel, Clark, & Rensink, 2000) entre otros. El hecho de que la CC se pueda inducir en un gran número de circunstancias, con distintos paradigmas y con muy diferentes clases de escenario, apunta a que no se trata simplemente de un fenómeno de laboratorio, sino de un efecto robusto que podría reflejar algunos aspectos centrales sobre el modo en el que percibimos el mundo. Sin embargo, conviene tener

en cuenta que no todas las condiciones en las que es posible inducir CC son directamente equiparables y que, del mismo modo, los distintos paradigmas experimentales tampoco se ajustan en la misma medida a los modelos teóricos propuestos para explicar este fenómeno. De acuerdo a dichos modelos, codificamos muy poca información visual a medida que observamos nuestro entorno, de modo que la atención juega un papel fundamental. Así, la detección de un cambio será más probable cuando o bien genere una señal de transición lo suficientemente intensa como para capturar la atención de una manera automática (Rensink, 2002a), o bien se produzca en algún elemento que por algún motivo (importancia semántica, saliencia...) haya recibido suficiente atención como para ser codificado en un almacén de memoria más estable (O'Regan, Deubel, Clark, & Rensink, 2000; Rensink, O'Regan, & Clark, 1997), típicamente memoria operativa o de trabajo. Esto es esencialmente asumible en condiciones naturales en las que un observador por lo general desconoce que se va a producir algún cambio y éste, cuando se produce, genera una señal de transición que captura la atención de manera automática, así como en otras en las que, aunque busca un cambio deliberadamente, la escena es lo suficientemente compleja como para que no todos los elementos tengan la misma importancia, de modo que la búsqueda se basa en un desplazamiento voluntario de la atención en función de sus intereses y estrategias o de su conocimiento previo acerca de en qué consistirá el cambio y de dónde tendrá lugar. Sin embargo, en paradigmas experimentales de detección de cambios el papel de la atención suele ser un poco diferente. En primer lugar, porque por lo general el observador sabe que se va a producir un cambio y que debe buscarlo. En segundo lugar, porque cuando no se emplean escenas naturales las imágenes utilizadas son por lo general bastante simples, el cambio puede darse en cualquiera de los elementos que las componen y, o bien contienen un único elemento

susceptible de cambio, con lo cual todos los recursos de atención disponibles se dirigen hacia él, o bien contienen varios elementos pero muy homogéneos, de modo que ninguno de ellos es capaz por sí mismo de captar la atención (a causa de su saliencia o relevancia semántica) y de recibir por tanto preferencia a la hora de ser codificado de manera más estable. Y finalmente, porque las señales de transición que en condiciones naturales podrían capturar automáticamente la atención y señalar su localización suelen estar ausentes o enmascaradas, lo cual lleva al observador a depender casi exclusivamente de la correcta codificación de la escena previa al cambio para su detección. Por tanto, si bien la participación de la atención es siempre imprescindible, en condiciones de laboratorio su importancia fundamental radicaría más en sus íntimos vínculos con la memoria operativa que en su orientación automática hacia la localización de un cambio.

Por otra parte, dado que la capacidad de la memoria operativa es limitada y que en condiciones experimentales a menudo la escena no está disponible durante una cantidad de tiempo suficiente para permitir una codificación detallada de la misma, el modo en el que se aplican los recursos de atención sobre una escena es crucial para la detección de un cambio. Esto es particularmente importante en cuanto a la codificación de la escena pre-cambio, pues como se ha señalado, en ausencia de señales de transición el observador necesita disponer de una plantilla de dicha escena lo suficientemente estable como para que pueda ser comparada con la que contiene un cambio. Sin embargo, pocos estudios han mostrado interés por los procesos que preceden a la presentación de un cambio y cuando lo han hecho han empleado por lo general medidas conductuales, que únicamente permiten obtener conclusiones derivadas de la ejecución observable, sin poder examinar el papel de la actividad cerebral relacionada con el procesamiento de la escena previa al cambio, con lo cual

esta cuestión sigue siendo objeto de debate (Simons & Rensink, 2005). El análisis de la conducta se ve limitado por el hecho de que la respuesta de los participantes es el resultado final de una serie de procesos cognitivos, y las medidas conductuales por sí solas no permiten distinguir entre estos procesos. Esto es en parte cierto también para las medidas hemodinámicas. En los últimos años, varios estudios de neuroimagen funcional han proporcionado importantes avances en el estudio del fenómeno de CC al mostrar la implicación de áreas cerebrales asociadas comúnmente con el control de la atención en el proceso de detección de cambios (Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001). Estos hallazgos han sido apoyados posteriormente por evidencias procedentes de estudios con estimulación magnética transcraneal repetitiva (EMTr o rTMS, del inglés *repetitive Transcranial Magnetic Stimulation*) y han contribuido en gran medida a resaltar el papel de la atención en la detección de cambios (Beck, Muggleton, Walsh, & Lavie, 2006; Turatto, Sandrini, & Miniussi, 2004). Sin embargo, la limitada resolución temporal de estas técnicas no proporciona información precisa acerca del curso temporal del proceso de detección de cambios, de modo que no se pueden extraer conclusiones sobre el papel de la actividad asociada con el procesamiento de la escena previa al cambio.

En cuanto a las medidas electrofisiológicas (mediante el estudio de potenciales evocados, PE), que permiten superar estas restricciones en virtud de su alta resolución temporal, se han encontrado índices electrofisiológicos de la detección de cambios, pero sólo unos pocos trabajos han incluido en sus análisis la actividad relacionada con el procesamiento de la escena previa al cambio (Koivisto & Revonsuo, 2005; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006). Aunque estos estudios proporcionan algunas indicaciones sobre cómo esta actividad podría afectar al proceso de detección de cambios, sus resultados no son coincidentes, con lo cual el

estudio y la explicación de la actividad previa al cambio sigue siendo una cuestión abierta.

En las siguientes páginas se describirán con mayor detalle diferentes aspectos relacionados con la detección de cambios y con el fenómeno de CC. Se expondrán los aspectos esenciales del conocimiento actual sobre las bases neurales del proceso de detección de cambios mediante la descripción de los resultados procedentes de distintos tipos de investigaciones (registros celulares, neuroimagen funcional, EMTr, PE) y se explicará lo que el análisis de la actividad oscilatoria neural ha revelado hasta ahora sobre los procesos de atención y memoria de trabajo, ambos implicados en el proceso de detección de cambios, y sobre el proceso de detección de cambios en sí mismo. Finalmente, se relatarán los experimentos realizados para profundizar en los objetivos generales señalados en los párrafos anteriores.

1. Detección de cambios en el medio visual.

1.1. Concepto de cambio.

Aunque intuitivamente la noción de cambio parece clara, conviene distinguirla de conceptos parecidos como el de movimiento o el de diferencia. Entendemos por cambio la transformación o modificación a lo largo del tiempo de una estructura duradera y bien definida, es decir, de una estructura que a pesar del cambio en una o varias de sus propiedades mantiene una continuidad espaciotemporal (Rensink, 2002a). En circunstancias normales, un cambio en una escena visual produce lo que se denomina señal de transición, similar a una señal de movimiento, que captura la atención del observador y le facilita la detección de dicho cambio. Sin embargo, aunque análogos, cambio y movimiento son conceptos diferentes. Entendemos por

movimiento la variación en la posición de un objeto, independientemente de que alguna de las propiedades que define a ese objeto varíe o no. De hecho, aunque cambio y movimiento comparten la característica de que se desarrollan a lo largo del tiempo, el propio movimiento puede ser considerado como una propiedad más de un objeto, medible como cualquier otra, y por tanto susceptible de cambio, lo que convierte a este último en un concepto más amplio. La diferenciación entre cambio y movimiento es importante porque la detección de uno y otro implica mecanismos de procesamiento diferentes. Mientras que los detectores de movimiento pueden localizarse en los estadios iniciales del procesamiento visual (Rust, Mante, Simoncelli, & Movshon, 2006), la detección de un cambio precisa del mantenimiento de la continuidad espacio-temporal del objeto, lo cual implicaría, como veremos más adelante, procesos más sofisticados.

El término diferencia, por otra parte, se refiere a la ausencia de similitud entre las propiedades de dos objetos en un momento dado. Esto contrasta con la definición de cambio, que como vimos alude a la transformación a lo largo del tiempo de alguna de las características de un mismo objeto (posición, orientación...). Por lo tanto, el concepto de diferencia carece de la dimensión temporal que define a un cambio, si bien al igual que éste hace referencia a una variación en las propiedades de los objetos. De nuevo, la distinción entre ambos conceptos es importante en la medida en que implicaría mecanismos perceptivos diferentes. Así, para la detección de una diferencia en un momento dado tan sólo sería necesario extraer las propiedades relevantes de cada objeto y compararlas. En contraste, la detección de un cambio requeriría de un mecanismo de memoria de cierta sofisticación que permita al mismo tiempo mantener la continuidad espaciotemporal del objeto y percibir que en algún momento se ha producido un cambio en él.

Hasta aquí hemos definido qué entendemos por 'cambio', pero es igualmente importante definir en qué consiste la detección de un cambio, dado que a menudo diferentes experimentos exigen tareas también diferentes a los observadores, de modo que la comparación de la ejecución en diferentes tipos de tarea puede proporcionar información acerca de los diferentes mecanismos que intervienen en la detección de cambios (Rensink, 2002a).

En general, llamamos detección explícita de un cambio a la experiencia visual consciente de que se ha producido ese cambio (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997). El grado de dificultad de una respuesta explícita puede variar. Los experimentos de CC suelen exigir al observador la mera detección del cambio, es decir, una respuesta acerca de si se ha producido un cambio en una escena o no, (ver, por ejemplo, Luck y Vogel, 1997) aunque no sea capaz de indicar en qué ha consistido o dónde se ha producido. En un nivel superior estaría la localización de un cambio, la cual requiere además que el observador indique dónde ha tenido lugar (Fernández-Duque & Thornton, 2000; Smilek, Eastwood, & Merikle, 2000)). Finalmente, en el nivel más alto de experiencia consciente encontraríamos la identificación de un cambio, que requiere que el observador identifique además en qué ha consistido.

1.2. Ceguera al cambio (CC).

El término CC se refiere, como hemos visto, a la dificultad que los observadores presentan en la detección de cambios que aparentemente deberían ser detectados sin problemas (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997; Simons & Levin, 1997). Aunque este fenómeno ha sido demostrado también en situaciones del mundo real (Simons & Levin, 1998) la mayor parte de las investigaciones se han llevado a cabo en condiciones de laboratorio, en las que se ha comprobado que existen múltiples

circunstancias bajo las cuales es posible inducirlo experimentalmente, especialmente cuando el cambio ocurre durante una interrupción de la escena (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997), un parpadeo (O'Regan, Deubel, Clark, & Rensink, 2000), o un movimiento ocular (Bridgeman, van der Heijden, & Velichkovsky, 1994; Grimes, 1996), circunstancias todas en las que la señal de transición que genera el cambio es eliminada o enmascarada. Se ha demostrado también que no es necesario ocultar el cambio para que éste pase desapercibido, sino que basta con añadir o eliminar objetos de una escena en el momento de su ocurrencia (Simons, Franconeri, & Reimer, 2000) mediante, por ejemplo, la presentación simultánea de 'manchas' (del inglés *mudsplashes*) sobre la imagen (O'Regan, Rensink, & Clark, 1999).

Si bien la dificultad para detectar cambios ha sido objeto de investigación durante décadas a través del estudio de las relaciones entre percepción visual, atención y memoria (Rensink, 2002a), en los últimos años se ha generado una amplia literatura específica sobre el fenómeno de CC (Simons & Rensink, 2005). Sin embargo, bajo este término se incluye una amplia variedad de técnicas experimentales y de situaciones en las cuales los observadores son aparentemente incapaces de detectar grandes y evidentes cambios en una escena visual. A continuación describiremos los paradigmas más comúnmente utilizados en este ámbito.

1.2.1. Paradigmas de estudio de la CC.

El estudio de la CC ha demostrado ser una excelente fuente de datos en la investigación de la detección de cambios y de otros aspectos del procesamiento visual. La ventaja de esta clase de experimentos estriba en que permite emplear una gran variedad de estímulos (más o menos naturales), parámetros físicos y niveles de conocimiento (por ejemplo, observadores expertos o novatos), cubriendo así muchos

aspectos importantes de la visión en la medida en que están vinculados unos a los otros. La metodología para el estudio de la CC comenzó a desarrollarse en la década de 1970 con la aparición del denominado paradigma *one-shot* o *single-shot* (Phillips, 1974), en el que dos breves presentaciones de una escena, una original y su versión modificada, son separadas por un corto intervalo, siendo la tarea del observador emitir, al final de la secuencia, un juicio sobre si ha habido o no un cambio entre ellas. La ejecución conductual se evalúa fundamentalmente mediante el análisis de los valores de precisión de respuesta (porcentaje de detecciones correctas de un cambio), lo cual permite el empleo de técnicas analíticas como la teoría de detección de señales (Macmillan & Creelman, 1991) y, en menor medida, mediante el análisis del tiempo de reacción (TR). Normalmente los observadores deben mantener la mirada en un punto de fijación, con lo que se controlan las influencias de los movimientos oculares. Se trata, asimismo, de un paradigma frecuentemente empleado para el estudio de la memoria operativa (ver, por ejemplo, Luck & Vogel, 1997; Sperling, 1960).

El paradigma *one-shot* no elimina la posibilidad teórica de que la CC se deba simplemente a que la brevedad de las presentaciones impida a los observadores formar representaciones suficientemente estables como para permitir la detección del cambio. Para controlar esta posibilidad, Rensink y colaboradores (1997) desarrollaron el paradigma *flicker*, en el que la imagen original y la modificada se alternan continuamente hasta que el sujeto detecta el cambio. Dado que en este paradigma se ofrece al observador tiempo suficiente para procesar el estímulo, el hecho de que se encuentre CC elimina la posibilidad de que este fenómeno se deba a un fallo en la consolidación de la información en memoria y refuerza la idea de que la atención es el principal factor implicado. En este caso la ejecución conductual suele medirse midiendo el tiempo que emplea un observador en detectar el cambio y por el

número de ciclos necesario para detectar un cambio. Sin embargo, esta clase de medidas están expuestas a diferencias en función de la sensibilidad de los observadores o de su criterio a la hora de señalar que ha ocurrido un cambio .

Aunque ambos paradigmas presentan algunas similitudes presentan también, como veremos en los siguientes apartados, importantes diferencias que suponen dificultades a la hora de comparar los resultados obtenidos en los distintos experimentos (Rensink, 2000b).

1.2.2. Atención y detección de cambios.

De los resultados obtenidos en experimentos de CC se desprende que la atención juega un papel fundamental en el proceso de detección de cambios. En realidad, la atención juega un papel fundamental en la percepción en general como revelan, por ejemplo, los experimentos sobre sensibilidad al contraste (Pestilli & Carrasco, 2005) o los de ceguera inatencional (Simons & Chabris, 1999).

Los experimentos de detección de cambios en los que en lugar de eliminar las señales de transición se introducen señales adicionales que compiten con ellas resultan especialmente relevantes para la comprensión del fenómeno de ceguera al cambio, pues muestran que la ceguera no está causada por el enmascaramiento o borrado de la información contenida en una representación interna del mundo visual, sino más bien por el hecho de que esta representación es un tanto difusa y sólo contiene información de interés central para la comprensión del entorno (Irwin, 1991; O'Regan, 1992), aunque no todos los autores están de acuerdo (Hollingworth, 2003; Hollingworth & Henderson, 2002; Simons, 2000). El contenido de esta representación estaría determinado por la atención, de modo que los cambios en el medio visual no

serían detectados por el hecho de que la representación interna del mundo externo sea lo suficientemente detallada, sino porque el sistema visual ha evolucionado para dirigirse automáticamente hacia las señales de transición asociadas a ellos (Yantis, 1996). Si estas señales son eliminadas, la representación interna del entorno sería insuficiente para servir de soporte a la detección de los cambios.

Cuando un individuo observa una imagen, dos clases de factores determinan qué aspectos de la misma serán procesados preferentemente. Por una parte, factores '*top-down*' tales como las instrucciones previas que haya recibido o los propios intereses, intenciones u objetivos del observador, hacen que los elementos más relacionados con los mismos tengan mayor probabilidad de captar la atención y por tanto de ser analizados en primer lugar (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997). Al mismo tiempo, factores '*bottom-up*' como el contraste, la complejidad del entorno, la distribución de colores y la composición global de la escena pueden modular esos intereses, ya que posibilitan que algunos elementos capten la atención independientemente de las intenciones del observador. La interacción entre estas dos clases de factores hace que determinados aspectos de la imagen tengan, como veremos, una mayor probabilidad de ser procesados.

Los cambios en el medio visual suelen generar, como hemos visto, señales de transición que captan la atención y los hacen fácilmente detectables siempre que tengan una intensidad física suficiente y no ocurran de un modo demasiado gradual (Simons, Franconeri, & Reimer, 2000). Sin embargo, cuando alguna circunstancia provoca la desaparición de esas señales o su enmascaramiento, se pierde la guía de la atención y los sujetos experimentan grandes dificultades para percibir los cambios. Algo similar ocurre cuando se impone al observador una tarea secundaria durante el

proceso de detección. Estas dificultades desaparecen una vez que la atención se puede dirigir de nuevo a ellos. Del mismo modo, la identificación mejora cuando la atención se dirige previamente a la localización del cambio mediante pistas verbales o de movimiento (Cavanagh & Wurtz, 2004; Scholl, 2000), cuando los cambios tienen lugar en objetos que fueron mencionados antes en descripciones breves de la escena (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997), o cuando tienen lugar en objetos de interés central para la comprensión de dicha escena (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997), incluso cuando esos objetos tienen la misma saliencia física que los que lo rodean (Kelley, Chun, & Chua, 2003) lo que sugiere que también en la detección de cambios los mecanismos atencionales dependientes del observador (*'top-down'*), relacionados con su conocimiento e intereses (Jones, Jones, Smith, & Copley, 2003; Werner & Thies, 2000), hacen que ciertos objetos de la escena sean más susceptibles de ser codificados y comparados, y por tanto que los cambios en ellos sean más fácilmente detectados.

Del mismo modo, mecanismos dependientes de la escena visual (*bottom-up*) como los señalados anteriormente pueden facilitar la detección de cambios. Entre ellos destaca la 'saliencia', que a pesar de que puede estar modulada a su vez por factores *top-down* (Ruz & Lupiáñez, 2002), hace que un objeto destaque sobre otros que lo rodean en base a algunas de sus características físicas y que tenga así más posibilidades de capturar la atención del observador (Itti & Koch, 2001). Otro mecanismo de bajo nivel sería el proceso de 'segmentación visual' que determina el orden en profundidad de los objetos en una escena, pues se ha demostrado que, siendo todas las otras condiciones iguales, los objetos situados en primer plano son más fácilmente detectables que los situados en planos más profundos (Turatto, Angrilli, Mazza, Umiltà, & Driver, 2002). Del mismo modo, los sujetos discriminan más rápidamente un estímulo objetivo cuando aparece en la localización de un cambio que cuando se

presenta a alguna distancia de él, lo cual demostraría que un cambio puede funcionar también como pista orientadora de la atención (Jiang, Chun, & Olson, 2004).

Finalmente, algunas evidencias adicionales sobre el papel de la atención en el proceso de detección de cambios proceden de la similitud que se puede encontrar entre algunas características del proceso de detección de cambios (velocidad, capacidad, selectividad) y sus análogas en la capacidad de atención (Intriligator & Cavanagh, 2001; Pylyshyn & Storm, 1988). Así, en tareas de detección de cambios el límite de elementos que es posible controlar simultáneamente se sitúa en torno a cuatro o cinco (Luck & Vogel, 1997), cifra muy similar a las estimaciones clásicas sobre la capacidad de la atención distribuida (Pashler, 1988; Pylyshyn & Storm, 1988), si bien se ha comprobado que no es posible detectar simultáneamente más que un cambio (Rensink, 2002b). En este sentido, se ha visto que los sujetos que tienen de manera natural una capacidad para atender a más elementos presentan también una mayor capacidad de detección de cambios (Pringle, Irwin, Kramer, & Atchley, 2001).

Como hemos visto, las condiciones experimentales de CC tienen en común, en general, el hecho de que o bien las señales de transición son eliminadas, ocultas o deslocalizadas, o bien que la atención se dirige de algún modo a cualquier otro lugar. Ahora bien, si la atención no se dirige hacia el elemento que cambia, ¿de qué recursos disponen entonces los observadores para detectar que se ha producido un cambio? En ausencia de atención la mayor parte de los contenidos de la memoria visual, y entre ellos los referidos al elemento que cambia, simplemente son substituidos por los estímulos que aparecen a continuación en sus respectivas localizaciones espaciales, y en consecuencia no pueden ser empleados para hacer comparaciones (O'Regan, Rensink, & Clark, 1999). En un paradigma *flicker*, los observadores optarán por una

estrategia de búsqueda en serie (despliegue serial de la atención) codificando y comparando en cada ciclo determinados objetos o localizaciones entre las dos imágenes. Este proceso depende en gran medida del interés del sujeto por distintas partes de la escena y necesita de más tiempo para posibilitar la detección de un cambio (Simons & Rensink, 2005). Por otra parte, en un paradigma *one-shot* los observadores recurrirán a un proceso de comparación entre las escenas pre-y post-cambio en el que el papel de la memoria operativa cobra una importancia especial, dado que en la única exposición que el observador tendrá a la escena previa al cambio ha de hacer un esfuerzo mayor por codificarla con la mayor exactitud posible. El problema en ambos casos sería que todos aquellos elementos que no hayan sido atendidos no habrán sido convenientemente codificados y en consecuencia no podrán ser empleados para hacer comparaciones, lo cual impedirá la detección de un cambio en un paradigma *one-shot* o al menos la retrasará en un paradigma *flicker*.

1.2.3. Memoria y detección de cambios.

Los humanos tenemos un límite en nuestra habilidad para procesar de forma concurrente información visual. Múltiples estudios, empleando procedimientos experimentales muy diferentes, han estimado de manera consistente que este límite está en el rango de entre tres y seis elementos (Intriligator & Cavanagh, 2001; Levin & Simons, 1997; Luck & Vogel, 1997; Pashler, 1988; Pylyshyn & Storm, 1988; Sperling, 1960). En estos experimentos se ha comprobado que el incremento en el número de elementos presente en las imágenes pre- y post-cambio produce un descenso en la sensibilidad de los observadores para detectar diferencias entre ambas (Luck & Vogel, 1997).

Los estudios de CC han proporcionado información acerca de cómo los distintos tipos de memoria participan en la detección de cambios y han mostrado el papel fundamental que la atención juega en este proceso. En condiciones naturales, las señales de transición generadas por un cambio capturan automáticamente la atención y facilitan su detección. Sin embargo, en condiciones de laboratorio en las que por lo general dichas señales son eliminadas o enmascaradas, la importancia de la atención radica en el hecho de que permite al observador codificar y luego leer la huella que una escena ha dejado en su memoria. Se han propuesto dos tipos de memoria visual, la memoria icónica (Becker, Pashler, & Anstis, 2000) y la memoria visual a corto plazo (Landman, Spekreijse, & Lamme, 2003), como base sobre la que se sustenta el proceso de detección de cambios. La memoria icónica es un almacén de capacidad casi ilimitada, probablemente organizada de forma retinotópica, cuya huella, a pesar de representar la realidad de manera fidedigna, decae rápidamente (menos de 1000 ms). Se trata de una forma de memoria muy volátil y sensible al enmascaramiento, cuya huella se ve perturbada con un simple movimiento ocular o con la presencia de nueva información visual (Sperling, 1960). En consecuencia, los objetos en la imagen previa al cambio sólo pueden soportar la comparación con una segunda imagen si son transferidos a un almacén de memoria más estable. Este almacén sería la memoria visual a corto plazo, un subtipo de memoria operativa o de trabajo (MO), que a diferencia de la memoria icónica no está organizada retinotópicamente y es capaz de retener su contenido durante varios segundos, aunque a cambio posee una capacidad muy limitada, en torno a cuatro elementos (Cowan, 2001; Luck & Vogel, 1997) o incluso menos si el número de características susceptibles de cambio en los elementos es muy grande (Alvarez & Cavanagh, 2004). Esta limitación de capacidad hace que sea necesario un mecanismo que filtre la enorme cantidad de información disponible y

Introducción

determine qué elementos de la escena accederán al almacén más estable de la MO. Este filtro sería, como se ha señalado más arriba, la atención.

Becker, Anstis y Pashler (2000) llevaron a cabo un interesante experimento en el que examinaron el rol que la memoria icónica y la memoria a corto plazo juegan en el proceso de detección de cambios. Estos autores comprobaron que si durante el intervalo entre dos imágenes se presentaba una pista señalando a uno de los elementos, la ejecución en la tarea de detección de cambios mejoraba significativamente, y que esta mejora era mayor cuanto menor fuese el tiempo transcurrido entre la presentación de la imagen original y la pista. A continuación, manipularon el tiempo transcurrido entre la presentación de la pista y la aparición de la imagen que contenía el cambio, y comprobaron que el efecto facilitador de la pista se incrementaba si lo hacía también el intervalo entre su presentación y la aparición de la segunda imagen. La explicación de estos resultados sería que la pista permite al observador enfocar su atención sobre la huella, presente en la memoria icónica, del elemento que señala y de ese modo transferirla a un almacén de memoria más estable, el de la memoria visual a corto plazo, lo que atenúa la CC. Pero esto sólo es posible si la pista se presenta con la suficiente antelación como para que la acción de la atención permita transferir la información relevante al almacén más estable de la memoria visual a corto plazo antes de que la imagen que contiene el cambio sobrescriba la huella en memoria icónica de la imagen original.

En definitiva, los observadores no disponen de una representación interna lo suficientemente detallada y estable del entorno como para poder detectar de forma inmediata cualquier cambio en él en ausencia de señales de transición que capturen automáticamente su atención y le señalen la ocurrencia del mismo. En consecuencia,

necesita que su atención, cuya capacidad es limitada, actúe como filtro y seleccione de entre el conjunto de información disponible en la memoria icónica, la cual sí conserva una representación exacta del medio pero es volátil, una parte de dicha información para transferirla al almacén más estable de la memoria visual a corto plazo, cuya capacidad, también limitada, es similar a la de la propia atención.

1.2.4. Teoría de la Coherencia.

Todos estos planteamientos han sido recogidos por Rensink (2000a) en su Teoría de la Coherencia, el marco teórico más ampliamente citado para explicar la interacción entre atención y memoria en el proceso de detección de cambios. De acuerdo a esta teoría, antes de la focalización de la atención en el campo visual sólo existen unas estructuras preatencionales denominadas proto-objetos, que aunque pueden ser bastante complejas, tienen coherencias espacial y temporal limitadas, lo que las hace volátiles. Esto se debería a que, fuera del foco de atención, la información visual es almacenada únicamente en la memoria icónica, que aunque puede mantener una representación visual bastante detallada durante un tiempo substancial (suficiente para permitir en principio la detección de un cambio), sobrescribe y substituye continuamente estas representaciones a medida que recibe nueva información. En consecuencia, los elementos que caen fuera del foco de atención son simplemente substituidos cuando un nuevo estímulo aparece en su localización retinal. En este contexto, la atención permite estabilizar estos proto-objetos y darles la coherencia propia de los objetos individualizados. Esta coherencia permite que el objeto retenga su identidad a lo largo del tiempo permitiendo que acceda a un almacenamiento más estable, de modo que cualquier nuevo estímulo en la misma localización es tratado como la transformación de una estructura previa más que como la aparición de una

nueva. Al retirar la atención, el objeto pierde su coherencia y se disuelve en la serie original de proto-objetos, lo que provoca que haya muy poca o ninguna memoria visual a corto plazo de las estructuras que no estén siendo atendidas en un instante concreto. Así, la percepción del cambio sólo es posible en el caso de que se hubiese prestado atención al objeto en cuestión, ya que en caso contrario su representación se desvanece y es susceptible de ser substituida. Esto significa que la percepción de un cambio se ve ayudada por el hecho de que el sujeto prestara atención en el pasado al objeto que cambia, pues esto habrá permitido que ese objeto accediese al almacén más estable de la memoria visual a corto plazo, que no está sujeta a volatilidad y sobreescritura. Si la información accede a esta clase de memoria, podrá ser empleada para la comparación con representaciones sucesivas, permitiendo la correcta detección de los cambios.

Rensink (2000a) sugiere, por tanto, que la representación que un observador tiene del mundo no es tan detallada como puede parecer, y que la impresión de ver simultáneamente todo el campo visual se debe a que cualquiera de las porciones que despierte el interés del observador está inmediatamente disponible para análisis a través del rápido desplazamiento de los ojos o de la atención. De este modo, el mundo exterior funcionaría entonces como una especie de 'memoria externa'. Por otra parte, aquellas partes de la escena que no están siendo procesadas en ese instante constituirían un fondo que ayudaría a vivificar la experiencia visual. Aunque cada vez que se fija la mirada existe una representación detallada de esa parte de la escena, esta representación carece de coherencia temporal, posiblemente porque la limitación de la memoria no permite la combinación sin esfuerzo de información detallada procedente de momentos sucesivos en el tiempo. Por este motivo, aunque existieran representaciones puntuales que contienen información detallada y que

proporcionarían coherencia en el espacio y otras que harían lo propio en el tiempo, no habría representaciones que pudieran combinar las dos facetas. La dificultad para percibir los cambios cuando se eliminan las señales de transición indica que los detalles visuales de fijaciones sucesivas no pueden ser sumados, comparados o combinados, lo cual apoya esta hipótesis.

1.3. Detección implícita de cambios.

Existe abundante literatura que demuestra que la información puede ser representada pre-atencionalmente (Pazo-Álvarez, Cadaveira, & Amenedo, 2003) y tener impacto sobre la conducta sin que su procesamiento sea consciente. Se ha informado de la existencia de un procesamiento semántico completo de palabras no vistas (Dehaene, y otros, 1998; Luck & Vogel, 1996). A este respecto, Thornton y Fernández-Duque (2002) han realizado una revisión de esta clase de trabajos en los que resaltan que un inconveniente a la hora de interpretar los hallazgos de los experimentos de detección de cambios deriva de que dependen casi exclusivamente de los informes explícitos de detección consciente. Esto puede suponer un problema porque, según estos autores, el informe explícito basado en la consciencia tal vez no es el mejor de los índices que se pueden utilizar para evaluar la detección de cambios, dado que los cambios podrían activar una respuesta neuronal incluso cuando los sujetos informan de no haber sido conscientes de ellos. Además, aunque no parece ocurrir a nivel conductual, la focalización de la atención y la consciencia de que ha ocurrido un cambio podrían estar separadas a nivel neurofisiológico. Es decir, la respuesta electrofisiológica cerebral durante la detección explícita de un cambio, con focalización de la atención, podría diferir de la que se produce durante la focalización

de la atención en ausencia de cambio (Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003).

En la investigación sobre detección de cambios se han desarrollado modos de explorar posibles contribuciones no atencionales, tal vez inconscientes, a la percepción visual y a la detección de cambios (Simons & Rensink, Change blindness: past, present and future, 2005; Williams & Simons, 2000). Estos procesos podrían registrar la presencia de un cambio antes de su percepción explícita mediante la posible operación de procesos implícitos (Fernández-Duque & Thornton, 2000) como el *mindsight* (Rensink, 2000b), la habilidad que presentan algunos observadores para experimentar la sensación interna de la presencia de un cambio antes de poder identificarlo visualmente. El fenómeno de *mindsight* implica la detección de un cambio sin experiencia visual, pero con consciencia de que el cambio ha tenido lugar. Fue descrito por Rensink (1998), quien observó que durante un paradigma *flicker* una parte importante de los sujetos podía tener una experiencia interna de que se había producido un cambio antes de poder decir en qué había consistido. Este mismo autor propuso la hipótesis de que posiblemente el *mindsight* se deba a un mecanismo no-atencional, posiblemente a una alerta de algún tipo que permita cierta anticipación del observador a una situación potencialmente peligrosa (Rensink, 2000b).

Fernández-Duque y Thornton (2000) examinaron la posibilidad de que exista una representación implícita de los cambios en una serie de experimentos en los que emplearon un paradigma *one-shot* donde los observadores debían buscar un cambio de orientación entre dos imágenes separadas por un breve intervalo y seguidas de una tercera imagen en la que se destacaban dos de los rectángulos de la presentación anterior, uno de ellos el que había cambiado y otro el que ocupaba la posición

diametralmente opuesta en la escena. La tarea de los observadores consistía en adivinar (independientemente de si habían visto el cambio o no) cuál de los dos rectángulos había cambiado su orientación. Los resultados indicaron que incluso cuando los observadores no experimentaban visualmente el cambio eran capaces de señalar correctamente cuál de ellos había cambiado, y lo hacían con un nivel de acierto significativamente superior al del azar, además de con mayor rapidez cuando la respuesta era correcta.

En un estudio parecido, Thornton y Fernández-Duque (2000), emplearon un paradigma simple de detección de cambios similar al del experimento anterior, pero en este caso le emparejaron una tarea de discriminación de la orientación. El papel del observador consistía, por una parte, en estimar si había tenido lugar un cambio y, por otra, en indicar si un elemento de prueba presentaba la misma orientación que aquel que había cambiado en la tarea primaria. Este elemento no tenía porqué aparecer en la misma localización que el cambio. Comprobaron que incluso cuando los sujetos no eran conscientes del cambio, la orientación final del elemento que cambiaba influía en la respuesta en la tarea de discriminación final, lo cual refuerza la hipótesis de que la naturaleza del cambio puede ser representada de un modo no explícito.

Resultados en esta misma dirección fueron obtenidos por Deubel, Schneider y Bridgeman (1996) cuando observaron que la detección de un cambio producido durante un movimiento sacádico mejora substancialmente cuando el estímulo que cambia no reaparece hasta varios cientos de milisegundos después de que el ojo termine su movimiento, lo que según estos autores indica que se retiene de un modo implícito, no consciente, alguna información acerca de la posición del estímulo. Efectos similares fueron observados incluso en interacciones entre personas en el

mundo real. Así, por ejemplo, Simons y colaboradores (2002) demostraron que aún siendo ciegos al cambio los sujetos guardaban una representación de algunos aspectos de la escena previos al cambio, hasta el punto de que podían dar detalles explícitos sobre cambios en objetos cuando se les hacían preguntas de prueba específicas.

Los resultados de estas investigaciones indican que parece existir un modo de percepción implícita capaz de representar en cierta medida los cambios y de influir posteriormente en el comportamiento del observador. Thornton y Fernández-Duque (2000) sugieren que no es descartable que un cambio pueda atraer la atención del observador hacia su localización a modo de pista (*cueing*) espacial y le permita retener información sobre el mismo más allá de su mera localización, aunque a niveles por debajo de la consciencia. Estos mismos autores sugieren que a falta de que un cambio capture la atención del observador y le permita enfocarla sobre él, un modo diferente de atención, más distribuido, puede ser suficiente para formar una representación implícita del mismo, como sugiere un experimento en el que demostraron que la focalización de la atención en el centro de la pantalla mediante la imposición de una tarea secundaria elimina la habilidad de localizar implícitamente un cambio (Fernández-Duque & Thornton, 1999). Una explicación alternativa, en el marco de la Teoría de la Coherencia de Rensink (2002a), sería la posible existencia de un sistema no-atencional de capacidad limitada que proporcionaría un contexto que serviría de guía para dirigir la atención hacia los objetos apropiados en la escena. Este sistema podría ser capaz de representar implícitamente la naturaleza de los cambios y su localización.

En cualquier caso, estos resultados parecen indicar que la representación global del mundo tal vez no sea tan incompleta como se suele considerar en este contexto

(Simons, Chabris, Schnur, & Levin, 2002), y que si bien los observadores sólo almacenan y comparan unas pocas variables de la escena, seguramente las más útiles para su interpretación (Rensink, O'Regan, & Clark, 1997; Rensink, 2000a), es posible que el resto de la información esté siempre disponible, siendo sólo con algunas tareas específicas o contando con sujetos especialmente sensibles (como sugirió Rensink con su concepto de *mindsight*) cuando se pueda hacer explícita (Fernández-Duque & Thornton, 2000).

Por otra parte, como se desarrollará más adelante, estudios psicofisiológicos recientes indican que el cerebro humano tiene capacidad para detectar cambios en características de la estimulación visual (color, frecuencia espacial, dirección del movimiento) incluso cuando se pide al observador que desvíe la atención de ellos y la focalice en otra tarea principal (Czigler, Balázs, & Winkler, 2002; Czigler, Balázs, & Pató, 2004; Heslenfeld, 2003; Pazo-Álvarez, Amenedo, & Cadaveira, 2004).

2. Bases neurales de la detección de cambios.

En los apartados que componen esta sección, se hará una exposición del estado de conocimiento sobre las bases neurales del proceso de detección de cambios a partir de los resultados obtenidos en estudios de neuroimagen funcional, de PE, con pacientes con lesiones cerebrales, y en estudios que emplearon técnicas de estimulación de la actividad eléctrica cerebral en seres humanos.

2.1. Estudios de neuroimagen funcional (iRMF)

El empleo de iRMF para el estudio de la detección de cambios presenta ciertas dificultades, puesto que pueden ser varios los procesos implicados en cuestión de unos pocos cientos de milisegundos y la reducida resolución temporal de esta técnica

no permite diferenciar claramente entre ellos. En cualquier caso, los datos procedentes de estas investigaciones apuntan a que la detección explícita o consciente de un cambio implica la actividad de dos redes neurales diferentes pero interactivas (Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001; Pessoa & Ungerleider, 2004; Rees & Lavie, 2001). Por un lado, la detección de un cambio en una escena visual lleva emparejada la activación de áreas visuales ventrales extraestriadas. La activación de estas áreas es específica para el tipo de estímulo y de cambio que se produzca. Por otro lado, la detección implica también la activación de una red fronto-parietal independiente del tipo de estímulo empleado (Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001; Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Rees & Lavie, 2001; Pessoa & Ungerleider, 2004).

Beck y colaboradores (2001) combinaron un paradigma *flicker* simplificado de detección de cambios con una tarea secundaria atencionalmente exigente en la que debían tratar de identificar una letra objetivo entre un conjunto de letras. La tarea de detección de cambios implicaba informar de los cambios entre dos imágenes presentadas periféricamente, que podían representar rostros humanos o edificios. Encontraron que la detección correcta de un cambio se asociaba con la actividad en esta vía ventral, concretamente en el giro fusiforme (ver también Pessoa y Ungerleider, 2004), pero que tal actividad divergía en función del tipo de estímulo, de modo que la detección explícita de cambios en caras provocaba un incremento de actividad en áreas del giro fusiforme comúnmente asociadas con el procesamiento de caras (Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997), mientras que la detección consciente de cambios en edificios resultaba en una activación de áreas diferentes del giro fusiforme, próximas a áreas parahipocámpicas, y consideradas en la literatura científica como específicas para el procesamiento de lugares (Epstein & Kanwisher, 1998).

Sin embargo, la activación específica de estas áreas no basta para la detección explícita de un cambio (Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Rees, Kreiman, & Koch, 2002). En el citado experimento, Beck y colaboradores (2001) encontraron que la detección explícita llevaba asociada además una activación bilateral del lóbulo parietal y otra lateralizada de la corteza prefrontal dorsolateral derecha, áreas vinculadas en la literatura científica con el despliegue y control de la atención (Corbetta & Shulman, 2002; Eimer & Mazza, 2005; Huettel, Güzeldere, & McCarthy, 2001; Rees, Kreiman, & Koch, 2002). Además, y a diferencia de lo que ocurría en la corteza ventral, el patrón de activación parietal y frontal para la detección explícita de un cambio resultó ser convergente para los distintos tipos de estímulo. Es decir, el patrón de actividad fronto-parietal se presentaba sólo cuando el observador era consciente del cambio y del mismo modo independientemente del tipo de estímulo cambiante. Este solapamiento anatómico entre áreas parietales y frontales asociadas a la detección consciente de un cambio y áreas típicamente asociadas a la atención fortalece el vínculo propuesto entre atención y consciencia visual, y de este modo entre atención y detección explícita, al proporcionar evidencia de que algunos de los mecanismos que subyacen a estos dos procesos podrían compartir un substrato neural común (Rees, Kreiman, & Koch, 2002).

Junto a estas diferencias encontradas en la respuesta hemodinámica entre ensayos en los que el cambio es detectado y ensayos en los que se produce CC, Beck y colaboradores (2001) encontraron también diferencias entre ensayos que contenían un cambio no detectado y aquellos en los que no se había producido un cambio, lo que constituiría un indicio de representación implícita de un cambio. Al realizar esta comparación encontraron que se producía activación sólo ante cambios en caras (no en lugares) y sólo en la vía ventral (giro fusiforme, giro lingual y giro prefrontal

inferior), lo que indicaría que al menos para esta clase de estímulos se produce alguna clase de procesamiento de bajo nivel, pero que sin la participación de la actividad dorsal del lóbulo parietal y de la corteza prefrontal dorsolateral esta actividad no conduce a la detección consciente de un cambio.

Por tanto, la detección explícita de un cambio depende fundamentalmente de la interacción entre áreas frontales y parietales de la corteza típicamente asociadas con la atención, y áreas extraestriadas comúnmente asociadas con la extracción de las propiedades de los estímulos visuales. De este modo, para que la percepción explícita de un cambio en propiedades codificadas en la vía visual ventral se haga efectiva, es necesaria la contribución de áreas parietales dorsales y en cierta medida de áreas prefrontales (Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001; Huettel, Güzeldere, & McCarthy, 2001; Rees & Lavie, 2001).

Abundando en esta idea, Rees y Lavie (2001) encontraron que la retirada de la atención de estímulos visuales particulares reducía la actividad de la corteza visual posterior, de modo que, cuando la atención no estaba focalizada, incluso estímulos muy salientes pero irrelevantes para la tarea eran incapaces de provocar actividad y alcanzar la consciencia. La asociación funcional entre estas dos redes sugiere que esta actividad refleja la intervención de la atención en algún momento del proceso de detección de cambios (Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001). Sin embargo, la escasa resolución temporal de la iRMF impide establecer qué áreas fronto-parietales son receptoras de los inputs *bottom-up* producidos por la detección del cambio y cuáles son fuente del feedback de control *top-down*, es decir, en qué momento o momentos del proceso de detección de cambios se produce la participación de la atención. Los

estudios con potenciales evocados (PE), técnica de mayor resolución temporal, proporcionan alguna información adicional al respecto.

2.2. Estudios de potenciales evocados (PE)

A nivel psicofisiológico, la detección consciente de un cambio parece asociarse con dos acontecimientos distintos: la aparición de un componente PE negativo alrededor de los 200 ms que siguen a la ocurrencia de un cambio, seguido de un componente positivo en torno a los 350 ms (Eimer & Mazza, 2005; Koivisto & Revonsuo, 2003).

Koivisto y Revonsuo (2003), empleando un paradigma *one-shot*, utilizaron presentaciones de 8 pequeños rectángulos orientados cada uno vertical u horizontalmente y dispuestos circularmente en torno a un punto de fijación central. La tarea de los observadores consistía en decidir si, entre las dos presentaciones de la imagen, alguno de los rectángulos había cambiado su orientación. Observaron que la detección explícita de un cambio se acompañaba de una negatividad, observable principalmente sobre localizaciones temporales y occipitales, que alcanzaba su máximo alrededor de los 200 ms posteriores a la ocurrencia de un cambio. En estudios en los que se han calculado las diferencias en la distribución pericraneal de los PE en función de la localización espacial del cambio, este componente negativo ha sido identificado con el componente conocido como N2 posterior contralateral, o N2pc, un componente que aparece en el rango de latencia de N2 sobre localizaciones posteriores (parieto-occipitales principalmente) y contralaterales a la localización espacial de un estímulo objetivo (Luck & Hillyard, 1994). Este es el caso de un estudio realizado por Eimer y Mazza (2005), quienes encontraron este componente en respuesta a un cambio en la identidad de una cara sobre localizaciones contralaterales a la localización espacial de dicha cara. Motivados por la falta de una explicación

definida sobre el significado exacto de este componente, Schankin y Wascher (2007) realizaron un experimento similar en el que la tarea de los sujetos consistía en detectar un cambio en la luminancia de un punto. Encontraron que si bien el componente N2pc estaba presente en todos los ensayos que contenían un cambio, fuese este detectado o no, su amplitud era mayor cuando se detectaba dicho cambio, con lo cual concluyeron que aunque el componente N2pc refleja un incremento de atención cuando se produce un cambio no indica que el cambio haya sido conscientemente detectado, si bien un componente N2pc potente es un buen predictor de la detección consciente de un cambio. La localización de las fuentes de este componente llevada a cabo en otros experimentos a partir de datos de magnetoencefalografía (MEG) parece indicar que dichas fuentes se encuentran en localizaciones occipito-temporales, lo que apoyaría la vinculación de N2pc con procesos relacionados con la focalización de la atención (Girelli & Luck, 1997; Lorenzo-López, Gutiérrez, Moratti, Maestú, Cadaveira, & Amenedo, 2011).

La aparición de este componente negativo va seguida por la de un componente positivo alrededor de los 350 ms tras la presentación de un cambio, es decir, en el rango de latencia del componente P3, con máxima amplitud sobre localizaciones centrales y parietales. Se han descrito incrementos en la amplitud de este componente asociados a la detección explícita en diferentes paradigmas de CC (Koivisto & Revonsuo, 2003; Niedeggen, Wichmann, & Stoerig, 2001; Turatto, Angrilli, Mazza, Umiltà, & Driver, 2002). Por su aparición tardía, este componente parece estar asociado a procesos post-perceptivos, es decir, a etapas más tardías de evaluación del cambio o de toma de decisiones más que a la detección del cambio *per se* (Koivisto & Revonsuo, 2003). En este sentido, en un experimento mediante un paradigma *flicker* Niedeggen y colaboradores (2001) encontraron que en los ensayos previos a la

detección consciente de un cambio se observaba un efecto de similar distribución a la del componente P3 observado en la detección consciente, pero de menor amplitud. Un resultado similar fue obtenido por (Eimer & Mazza, 2005), quienes observaron que la amplitud de P3 se incrementaba con el aumento de la confianza en la decisión acerca de si se había producido un cambio o no, lo cual concuerda con lo que se conoce sobre el componente P3, cuya amplitud tiende a aumentar a medida que aumenta la confianza del sujeto al responder (Polich, 1986; 1987; Polich & Kok, 1995) y apunta a la implicación de procesos post-perceptivos en su generación.

2.3. Otros estudios

Diferentes estudios, al margen de los realizados mediante PE o técnicas de neuroimagen, han proporcionado información importante acerca de los procesos neurales implicados en la detección de cambios. Así, por ejemplo, Pisella, Berverovic y Mattingley (2004) comprobaron que los pacientes aquejados de síndrome de negligencia por daño en el lóbulo parietal derecho mostraban una capacidad reducida para detectar cambios de posición, aunque no de color o forma, en cualquier localización del campo visual. Estos autores atribuyeron sus resultados a un déficit en la memoria visual espacial y concluyeron que la corteza parietal derecha estaría implicada en la actualización y mantenimiento de representaciones espaciales, es decir, en la memoria visual a corto plazo. Interpretar el papel exacto que el lóbulo parietal derecho juega tanto en la detección de cambios como en el síndrome de negligencia es complicado pues en ambos casos existe una dependencia tanto de la memoria visual a corto plazo como del empleo más o menos eficaz que se haga de los recursos de atención, y ambos procesos son compatibles con la actividad de esta área. De hecho, como se ha discutido en páginas anteriores, el control de la atención es

necesario para codificar las imágenes individuales, transferirlas a la memoria a corto plazo y comparar las sucesivas imágenes, y así los daños en esta área podrían producir tanto un sesgo en la atención espacial como un déficit en la memoria visual a corto plazo.

Evidencias adicionales en este sentido pueden encontrarse en un estudio realizado por Beck y colaboradores (Beck, Muggleton, Walsh, & Lavie, 2006) con el objetivo de examinar la participación de la corteza parietal, descrita en los experimentos con iRMF (Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001), mediante la técnica de EMTr. La estimulación aplicada sobre el lóbulo parietal derecho se asoció con una peor ejecución en la tarea de detección de cambios, lo que de nuevo refuerza la hipótesis de la participación del lóbulo parietal en este proceso. Siguiendo la misma lógica, Turatto, Sandrini y Miniussi (2004) aplicaron EMTr sobre la corteza prefrontal dorsolateral, implicada en la detección explícita de cambios. En la línea del trabajo anterior, estos autores encontraron que la estimulación de la corteza prefrontal dorsolateral derecha, pero no la de la izquierda ni la falsa estimulación, impedía la detección de los cambios. Finalmente, y también con EMTr, Grosbras y Paus (2003) demostraron que la estimulación de los campos oculares frontales, implicados en el control de los movimientos oculares, podría mejorar la detección de objetivos visuales. Los campos oculares frontales están profusamente conectados con áreas visuales extraestriadas y juegan un importante papel en la atención al participar en la selección de objetivos a los que se dirigirán los movimientos oculares (Thompson, Bichot, & Schall, 2001). Además, parte de sus neuronas inervan los colículos superiores, hecho significativo si consideramos un experimento realizado con monos por Cavanaugh y Wurtz (2004) en el que comprobaron que la estimulación eléctrica de estas estructuras mesencefálicas podía mejorar la ejecución en tareas de detección de cambios.

3. Actividad oscilatoria en el electroencefalograma (EEG).

3.1. Introducción.

En 1929, Hans Berger publicó los resultados de un conjunto de experimentos en los que mostraba que era posible registrar la actividad eléctrica del cerebro humano mediante electrodos colocados sobre la superficie del cuero cabelludo, amplificar esa señal y dibujar sobre un papel los cambios de voltaje a lo largo del tiempo (Berger, 1929). Denominó a la actividad eléctrica así registrada electroencefalograma (EEG). En su trabajo, Berger describió el EEG como una curva continua en la que era posible distinguir al menos dos tipos de oscilaciones. Nombró como ritmo alpha al primer tipo de oscilaciones que descubrió, una oscilación de aproximadamente 10 hercios (Hz) o ciclos por segundo y que dominaba la curva del EEG cuando el sujeto permanecía despierto, en calma y con los ojos cerrados. Al segundo tipo de actividad rítmica que encontró, que mostraba una frecuencia mayor que el ritmo alpha y sustituía a aquel cuando el sujeto abría los ojos, lo nombró como ritmo beta. Siguiendo con esta ordenación, Adrian (1942) se refirió a las oscilaciones todavía más rápidas, observadas a partir de la estimulación olfativa del puercoespín, como ritmo gamma. Las oscilaciones lentas, por debajo de 4 Hz, que fueron descubiertas más tarde fueron denominadas ondas delta y, finalmente, las oscilaciones entre 4 y 8 Hz fueron etiquetadas como ritmo theta por ser esta la primera letra de su presunta región de origen, el tálamo (Green & Arduini, 1954). Actualmente, se sabe que las bandas de frecuencia entre las que el cerebro opera van desde los 0.05 a los 600 Hz (Buzsáki & Draguhn, 2004), si bien por lo general suelen manejarse las bandas clásicas cuyos rangos, definidos por la Federación Internacional de Sociedades de

Introducción

Electroencefalografía y Neurofisiología Clínica son, en orden creciente, delta (0.5-4 Hz), theta (4-8 Hz), alpha (8-12 Hz), beta (12-30 Hz) y gamma (≥ 30 Hz).

El EEG refleja fluctuaciones de voltaje que resultan de las corrientes iónicas en las neuronas del cerebro (Niedermeyer & Lopes da Silva, 1999). Los potenciales eléctricos generados por neuronas individuales son, sin embargo, demasiado pequeños como para ser recogidos por el EEG (Nunez & Srinivasan, 2006). La actividad EEG consiste, por tanto, en la actividad de un conjunto de generadores (cada uno compuesto por un gran número de neuronas que comparten la misma orientación espacial) que producen actividad rítmica en varios rangos de frecuencia (Basar, 2005). Cuando un grupo de neuronas numeroso u orientado en paralelo recibe los mismos *inputs* sinápticos de forma repetitiva o genera la misma secuencia repetitiva de *outputs*, sus actividades sincronizadas producen potenciales postsinápticos extracelulares rítmicos. Estos campos eléctricos abiertos se propagan a través del cuerpo y se hacen más tenues a medida que se alejan de su fuente. En consecuencia, los campos más fuertes se propagan más lejos que los campos más débiles. Son precisamente estos potenciales postsinápticos rítmicos lo que registramos como EEG sobre el cuero cabelludo. Para que puedan ser registrados, basta con que sean lo suficientemente fuertes y tengan la orientación adecuada (Nunez & Srinivasan, 2006). Debido a que los ritmos EEG son en sí mismos el producto de la actividad sincronizada dentro de un grupo de neuronas y entre diferentes grupos de ellas, suele asumirse que los cambios en la potencia del EEG reflejan cambios subyacentes en la sincronía neural, bien debidos a cambios en la magnitud de los potenciales de campo rítmicos o a cambios en su grado de sincronización. Mediante los análisis de tiempo-frecuencia (TF), es posible evaluar los cambios en la potencia y la sincronización del EEG con respecto a la presentación de un estímulo o la producción de una respuesta. Sin

embargo, durante más de cinco décadas, la relación aparentemente inversa entre actividad cognitiva y ritmos cerebrales propició que el análisis de la actividad oscilatoria neural permaneciese casi exclusivamente vinculada al estudio del sueño y de estados mentales anormales, inducidos o patológicos (Buzsáki & Draguhn, 2004). Sólo en los últimos años los distintos avances teóricos, técnicos y matemáticos han conducido a un renovado interés por el análisis de la actividad oscilatoria.

Aunque las distintas bandas de frecuencia han sido tradicionalmente asociadas con funciones cognitivas o procesos fisiológicos concretos, la actividad en una frecuencia determinada no puede ser considerada como un fenómeno único funcional y anatómicamente homogéneo (Tallon-Baudry, 2009). De hecho, los límites entre bandas son un tanto arbitrarios y no se fundamentan en criterios fisiológicos, lo que ha llevado a que a menudo oscilaciones generadas por un mismo mecanismo fisiológico, pero obtenidas en distintas especies, en individuos de edades dispares o con estados funcionales diferentes hayan sido etiquetadas con nombres también diferentes (Klimesch, 1999). El rol funcional de la actividad en una determinada banda de frecuencia podría depender simplemente de la especialización funcional del área en el que se generan dichas oscilaciones (Tallon-Baudry, Bertrand, Henaff, Isnard, & Fischer, 2005). Así, en registros intracraneales, por ejemplo, se han observado oscilaciones en la banda de gamma en una gran diversidad de áreas cerebrales diferentes, tanto visuales (Lachaux, y otros, 2005) como frontales (Howard, y otros, 2003) o temporales (Sederberg, y otros, 2007). Lo mismo ocurre con las oscilaciones en otras bandas, como theta (Kahana, Seelig, & Madsen, Theta returns, 2001) o alpha (Klimesch, 1999). Teniendo en cuenta la amplia variedad de localizaciones en las que cada frecuencia ha sido registrada, y el hecho de que recíprocamente cualquiera de las bandas de frecuencia ha sido relacionada en algún momento con cualquier función

cognitiva imaginable (Buzsáki, 2006), parece evidente que las oscilaciones en una misma banda no tienen por qué reflejar la misma función cognitiva.

Por tanto, si bien la posibilidad de relacionar directamente una banda de frecuencia con una función cognitiva puede ser tentadora, la adecuada descripción de cada una de estas funciones debe hacerse a lo largo de múltiples escalas en el tiempo y en el espacio (Buzsáki, Geisler, Henze, & Wang, 2004). De hecho, la misma red neural o la misma región cerebral pueden generar oscilaciones en distintas frecuencias, que pueden estar implicadas en diferentes funciones cognitivas e interactuar entre sí (Csicsvari, Jamieson, Wise, & Buzsáki, 2003). Esta flexibilidad podría tener su soporte en diferentes redes locales y tipos celulares (Cunningham, y otros, 2004), y el empleo de una frecuencia determinada en una situación cognitiva particular estaría condicionado por diferentes factores físicos y cognitivos. Entre los primeros podemos encontrar la propia arquitectura de las redes neurales y las limitaciones en la velocidad de la comunicación neuronal, debidas a la conducción axónica y los retrasos sinápticos (Buzsáki & Draguhn, 2004). Estos factores son responsables de que exista una relación inversa entre la frecuencia y el tamaño de la red implicada, de modo que las frecuencias más altas estarían confinadas a espacios neuronales pequeños en tanto que las más bajas se extenderían por redes más amplias (von Stein & Sarnthein, 2000). Otros condicionantes físicos serían la constante de tiempo de los mecanismos biológicos implicados (Koch, Rapp, & Segev, 1996), la precisión de codificación requerida (Desbordes, Jin, Weng, Lesica, Stanley, & Alonso, 2008) o el coste metabólico de establecer oscilaciones sostenidas en una determinada frecuencia (Mukamel, Gelbard, Arieli, Hasson, Fried, & Malach, 2005).

Junto a estos condicionantes físicos, existen también factores de tipo cognitivo que podrían determinar que la actividad oscilatoria se produzca en una determinada frecuencia. Así, por ejemplo, cuando la estructura temporal de la tarea es regular, los sujetos podrían formar ventanas de expectativa temporal, representaciones internas del curso temporal de la tarea que pudiesen guiar el despliegue temporal de sus recursos de atención para optimizar su ejecución conductual (Jones, Moynihan, MacKenzie, & Puente, 2002; Large & Jones, 1999; Praamstra, Kourtis, Kwok, & Oostenveld, 2006). Se ha propuesto también que las oscilaciones en diferentes frecuencias podrían ser utilizadas para definir paquetes de procesamiento, cuyo tamaño vendría determinado por la longitud de onda del oscilador implicado, en los que los datos serían agrupados y aislados de la información que la rodea temporalmente para facilitar su procesamiento (Buzsáki & Draguhn, 2004).

Un condicionante cognitivo de especial importancia, por ser en gran medida responsable del creciente interés por el estudio de las oscilaciones cerebrales, tiene que ver con la concepción del cerebro como sistema complejo y con los conceptos de *segregación e integración* como principios básicos que rigen su organización funcional (Buzsáki, 2006). El principio de segregación, evidente en múltiples estudios fisiológicos, neuropsicológicos y de neuroimagen, se refiere a la especialización funcional de grupos neuronales que se diferencian anatómicamente y fisiológicamente de otros (Varela, Lachaux, Rodríguez, & Martinerie, 2001). El principio de integración, por otra parte, hace referencia a la coordinación de dichos grupos para la percepción y la conducta (Tononi, Sporns, & Edelman, 1994). La mayor parte de tareas que un individuo ha de llevar a cabo en su funcionamiento normal requiere la coordinación de varios procesos cognitivos que se realizan simultáneamente. Todos estos procesos han de ser integrados en la tarea general, pero dado que reflejan operaciones

diferentes, han de permanecer al mismo tiempo segregados. Aunque se han propuesto distintos mecanismos para explicar cómo diferentes procesos que tienen lugar en diferentes redes distribuidas a lo largo del cerebro pueden ser integrados entre sí para dar lugar a una experiencia unificada, al candidato más plausible parece ser la formación de vínculos dinámicos transitorios mediados por la el establecimiento o ruptura de sincronías en múltiples bandas de frecuencia (Buzsáki, 2006; Buzsáki & Draguhn, 2004; Varela, Lachaux, Rodríguez, & Martinerie, 2001). Mecanismos de este tipo permitirían coordinar diferentes procesos sin fusionarlos, alcanzando un acuerdo razonable entre integración y segregación.

Diferentes estudios han revelado que incluso las neuronas individuales poseen una dinámica compleja (Kopell, Ermentrout, Whittington, & Traub, 2000), incluyendo su capacidad intrínseca para resonar y oscilar a múltiples frecuencias (determinada por las propiedades intrínsecas de la neurona, potencial de membrana, potenciales excitatorios e inhibitorios post-sinápticos), de modo que el patrón temporal preciso de su actividad dentro de una red neuronal podría servir para representar información (Buzsáki & Draguhn, 2004). La integración entre frecuencias y/o áreas podría realizarse de muchas maneras diferentes. Se ha considerado como mecanismo posible el acoplamiento de fase (Lachaux, Rodríguez, Martinerie, & Varela, 1999; Varela, Lachaux, Rodríguez, & Martinerie, 2001) o de amplitud (Bruns & Eckhorn, 2004) entre áreas en la misma banda de frecuencia, de modo que dos o más áreas distantes se integrarían oscilando en el mismo rango de frecuencias con relaciones de fase o de amplitud relativamente constantes. Tanto el acoplamiento de fase como el acoplamiento de amplitud podrían ocurrir también entre bandas de frecuencia, registradas en la misma localización o en localizaciones diferentes (Meltzer, y otros, 2008; Palva, Palva, & Kaila, 2005). Por último, una posibilidad combinada de

acoplamiento en fase y en amplitud implicaría que oscilaciones de alta frecuencia tuviesen lugar preferentemente durante los picos o valles de un ritmo de baja frecuencia, como parece ocurrir con las oscilaciones theta y gamma en procesos de memoria (Sauseng, Klimesch, Gruber, & Birbaumer, 2008).

En cualquier caso, sea cual sea el mecanismo empleado para la integración funcional, un aspecto clave es que dicha integración ha de ser necesariamente transitoria (Friston, 1997). Esto implica que las oscilaciones que participan en los diferentes procesos cognitivos varían a lo largo del tiempo, es decir, no son estacionarias. Este hecho, como veremos, es de gran importancia a la hora de definir tanto las técnicas como las metodologías de análisis más adecuadas para el estudio de la actividad oscilatoria neural (Capilla, 2007).

3.2. Relación de las bandas theta y alpha con los procesos implicados en la detección de cambios

Como hemos discutido en apartados anteriores, procesos de atención y de MO parecen estar implicados en la detección de cambios. Aunque no existen trabajos que hayan abordado de un modo específico el estudio de la actividad oscilatoria en este contexto, la literatura científica ha aportado una gran cantidad de evidencias acerca de la implicación de la actividad en las bandas theta y alpha en ambos procesos.

En general, se puede decir que las bandas alpha y theta responden de maneras diferentes y opuestas ante el incremento en las demandas de las tareas (Klimesch, 1999), de modo que con el incremento en estas demandas la potencia de theta aumenta, en tanto que la de alpha disminuye (Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997; Klimesch, 1996; 1997; Rugg & Dickens, 1982; Schacter, 1977). Múltiples estudios han

informado de la reactividad de estas bandas de frecuencia en diferentes paradigmas de atención y memoria. En particular, se ha descrito con bastante consenso un incremento de theta en paradigmas de MO (Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997; Jensen, Gelfand, Kounios, & Lisman, 2002; Jensen & Tesche, 2002; Kahana, Sekuler, Caplan, Kirschen, & Madsen, 1999; Krause, y otros, 2000; Raghavachari, Kahana, Rizzuto, Caplan, Kirschen, & Bourgeois, 2001) y de atención (Aftanas & Golocheikine, 2001; Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992), si bien el curso temporal y la distribución topográfica de este efecto presenta diferencias entre los distintos experimentos. Del mismo modo, se han descrito modulaciones de alpha en tareas que implican procesos de atención y memoria (Babiloni, y otros, 2004; Klimesch, 1999), aunque a diferencia de lo que ocurre en theta la reactividad de alpha con la MO sigue siendo controvertida, pues mientras algunos estudios han informado de un incremento de potencia en esta banda durante tareas de MO, otros han descrito una tendencia completamente opuesta (para revisión, Jensen, Gelfand, Kounios & Lisman, 2002; Klimesch, 1999). En las siguientes líneas, expondremos con algo más de detalle los vínculos entre estas bandas de frecuencia y los procesos de atención y memoria.

3.2.1. Theta.

El ritmo theta domina la actividad eléctrica registrada en el hipocampo de la mayoría de los mamíferos (Bastiaansen & Hagoort, 2003). Mediante registros intracraneales, se ha establecido que el determinante principal de este ritmo son las interacciones sinápticas locales dentro de la formación hipocampal y regiones parahipocampales (Lopes da Silva, 1991; Steriade, Gloor, Llinas, Lopes da Silva, & Mesulam, 1990), si bien se ha registrado actividad rítmica con características similares en diferentes áreas subcorticales (Routtenberg & Taub, 1973; Slawinska & Kasicki, 1995) y

corticales (Caplan, Madsen, Raghavachari, & Kahana, 2001; Kahana, Sekuler, Caplan, Kirschen, & Madsen, 1999). Respecto a las fuentes de la actividad theta registrada sobre el cuero cabelludo, se ha especulado con que, dado que necesariamente tiene que tener un origen cortical, podría reflejar tanto una interacción entre generadores hipocampales y corticales como incluso la existencia de generadores de este ritmo en la propia corteza (Bastiaansen & Hagoort, 2003), que podrían actuar o no con independencia del sistema hipocampal (Cantero, Atienza, Stickgold, Kahana, Madsen, & Kocsis, 2003; Kahana, Seelig, & Madsen, 2001; Raghavachari, Kahana, Rizzuto, Caplan, Kirschen, & Bourgeois, 2001).

La relación entre el ritmo theta y los procesos de memoria ha sido establecida de un modo muy consistente en diferentes paradigmas. Así, por ejemplo, se ha comprobado que la potencia de theta aumenta tanto durante la codificación como durante la recuperación de información episódica y semántica (Burgess & Gruzelier, 2000; Klimesch, 1996) y que lo hace en mayor medida en individuos que muestran una mejor ejecución en estas tareas (Klimesch, 1996). Del mismo modo, se ha descrito que estas oscilaciones juegan un importante papel en el aprendizaje y la memoria espacial (Buzsáki, 2005). En cuanto a la MO, que es lo que en este caso nos interesa, las distintas investigaciones han mostrado modulaciones de la actividad theta en relación a la codificación y recuperación de información en tareas de MO en dos direcciones: un reseteo de fase en los períodos en los que los elementos tienen que ser almacenados o recuperados de la MO (Rizzuto, Madsen, Bromfield, Schulze-Bonhage, Seelig, & Aschenbrenner-Sheibe, 2003; Tesche & Karhu, 2000), y un incremento de potencia en los primeros milisegundos que siguen a la presentación de un elemento sobre el que se han de realizar operaciones de MO (Bastiaansen, Posthuma, Groot, &

De Geus, 2002; Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997; Jensen & Tesche, 2002; Onton, Delorme, & Makeig, 2005).

Son muchos los trabajos que han descrito incrementos de potencia en esta banda en relación a procesos de MO, y aunque las localizaciones sobre las que se han observado difieren en los distintos estudios, el curso temporal parece ser consistente entre ellos, con un incremento de potencia en los primeros 500 ms que siguen a la presentación del estímulo (Bastiaansen & Hagoort, 2003). Krause y colaboradores (2000), por ejemplo, han observado incrementos de theta ampliamente distribuidos por todo el cuero cabelludo en tareas *n-back* y de Sternberg, auditivas. En la modalidad visual, Gevins y colaboradores (1997) han descrito incrementos de theta en una tarea *n-back*, al igual que, entre otros, Jensen y Tesche (2002) y Onton, Delorme y Makeig (2005) en tareas de Sternberg también visuales. Si bien en estos casos este efecto fue observado sobre localizaciones frontales, existen otros estudios con estimulación visual en los que se ha descrito un incremento más distribuido de theta. Así, también con una tarea Sternberg visual (Raghavachari, Kahana, Rizzuto, Caplan, Kirschen, & Bourgeois, 2001), se han encontrado incrementos sobre localizaciones no sólo frontales, sino también posteriores, mientras que en una tarea de MO que incluía un fuerte componente espacial Bastiaansen y colaboradores (2002) han hallado incrementos de theta distribuidos ampliamente sobre el cuero cabelludo, aunque con máximos en localizaciones posteriores. A partir de conocimientos anatómicos sobre las profusas conexiones entre áreas frontales y cortezas de asociación posteriores (Goldman-Rakic, 1988), de estudios *single-cell* (Wilson, O'Scalaidhe, & Goldman-Rakic, 1993) y de los resultados de diferentes estudios de neuroimagen que han mostrado un incremento de actividad tanto sobre la corteza prefrontal como sobre áreas posteriores (Fuster, 1997) se ha especulado con que la actividad theta sobre estas últimas podría estar

relacionado con el procesamiento y codificación de distintas características de los elementos que han de ser memorizados (Bastiaansen, Posthuma, Groot, & De Geus, 2002; Raghavachari, Kahana, Rizzuto, Caplan, Kirschen, & Bourgeois, 2001; Sarnthein, Petsche, Rappelsberger, Shaw, & von Stein, 1998).

Por otra parte, diferentes estudios han observado incrementos de theta en relación a tareas en las que están implicados procesos de atención (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992; Green & McDonald, 2008). Tal es el caso de paradigmas *oddball*, en los que se ha observado un incremento de theta sobre localizaciones frontales y parietales en los primeros 250 ms que siguen a la presentación del estímulo (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992). También Green y McDonald (2008) han observado, en el mismo rango temporal, incrementos en theta en áreas parietales y frontales en respuesta a una pista endógena destinada a dirigir la atención del observador hacia una localización espacial concreta. Los resultados de estos estudios, obtenidos con tareas que no implican un componente de memoria, proporcionan evidencias de la participación de las oscilaciones en la banda theta en procesos de atención.

Sin embargo, diferenciar el significado funcional de las oscilaciones en la banda de theta es más complicado en el caso de tareas en las que están implicados tanto procesos de atención como de MO, especialmente si tenemos en cuenta que existe un solapamiento funcional entre ambos procesos (Awh & Jonides, 2001). De hecho, algunos autores, tras comparar los incrementos de theta en tareas de memoria operativa con los obtenidos en tareas que simplemente implicaban el control de la atención han propuesto la hipótesis de que incluso las modulaciones de theta observados en tareas de MO podrían suponer más un correlato de la focalización de la

atención hacia un objetivo que de la actividad directamente relacionada con la codificación o recuperación del mismo (Missonier, Deiber, Gold, Millet, Gex-Fabry Pun, & Fazio-Costa, 2006).

3.2.2. Alpha.

El ritmo alpha ha sido vinculado estrechamente con la actividad en circuitos tálamo-corticales (Lopes da Silva, 1991; Steriade, Gloor, Llinas, Lopes da Silva, & Mesulam, 1990). Sin embargo, como se ha discutido más arriba a propósito de todas las bandas de frecuencia, no es un fenómeno unitario. Así, por ejemplo, se han descrito descensos en la actividad alpha ampliamente distribuidos sobre el cuero cabelludo que parecen vinculados a procesos atencionales (Klimesch, 1999), y otros más restringidos espacialmente y claramente relacionados con el procesamiento semántico (Klimesch, 1999). Sin embargo, aunque probablemente existe un gran número de circuitos tálamo-corticales paralelos funcionalmente diferentes capaces de generar ritmos alpha, los mecanismos implicados en la generación de distintos ritmos alpha son probablemente los mismos (Bastiaansen & Hagoort, 2003).

Las neuronas talámicas tienen propiedades de conducción de membrana que las llevan a operar en uno de dos posibles modos: en un modo de salva, lo que ocurre cuando son hiperpolarizadas, y en un modo tónico cuando están despolarizadas. El modo de disparo en salvas implica descargas que se repiten cada 100 ms aproximadamente, generando de este modo actividad rítmica en torno a 10 Hz, que se sostiene entonces mediante un circuito de retroalimentación que implica el núcleo reticulado y el tálamo por una parte y la corteza por otra (Lopes da Silva, 1991; Steriade, Gloor, Llinas, Lopes da Silva, & Mesulam, 1990). El modo de disparo tónico se expresa en la ausencia de oscilaciones de 10 Hz sobre el cuero cabelludo, y se asocia

funcionalmente con la transmisión de información desde aferentes sensoriales a través del tálamo hacia la corteza. El modo de disparo en salvas, por otra parte, se expresa a nivel cortical como una oscilación de 10 Hz (ritmo alpha) y se asocia funcionalmente con la interrupción de la transmisión de información desde aferentes sensoriales a través del tálamo hacia la corteza (Guillery, Feig, & Loszadi, 1998). Por tanto, la presencia de actividad alpha sobre el cuero cabelludo se piensa por lo general que refleja un estado de inactividad cognitiva, mientras que su ausencia indicaría el procesamiento cortical activo de información sensorial o motora (Pfurtscheller, 1992).

Es importante destacar que la interpretación funcional que se hace de los cambios en potencia en la banda alpha es exactamente opuesto al que se hace de las otras bandas de frecuencia y, en particular, de theta. Mientras que un incremento de potencia en la banda alpha se asocia con un descenso de actividad en los circuitos tálamo-corticales, y por tanto con el procesamiento activo de información en términos de procesos excitatorios (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007), en otras bandas de frecuencia los incrementos de potencia reflejan incrementos de actividad. Así, se ha demostrado que la potencia en alpha está inversamente relacionada con la actividad mental, y por ello ha sido empleada a menudo como medida indirecta de la activación cerebral (Pfurtscheller & Klimesch, 1990). La supresión de alpha sería entonces un correlato directo de la cantidad de actividad cortical implicada en el procesamiento de información sensorial o cognitiva. De este modo, a medida que se incrementa la demanda de recursos de procesamiento lo hace también el tamaño de la red neural implicada, lo que se trasladaría en una supresión de potencia mayor o más ampliamente distribuida (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999).

De acuerdo a Klimesch et al., (2007), el curso temporal del descenso de potencia en alpha en relación a un estímulo, aunque depende de las características de la tarea y de la estimulación, presenta una serie de propiedades típicas, como son una aparición alrededor de 200 ms después de la presentación del estímulo, un pico de máximo descenso de potencia alrededor de 350-650 ms y un aumento de potencia alrededor de 900-2000 ms tras la presentación del estímulo.

Aunque en general se puede asumir que la potencia de alpha se reduce a medida que aumenta el esfuerzo cognitivo, se ha observado consistentemente un patrón opuesto al esperado durante la retención de información en tareas de MO, es decir, un incremento de la actividad alpha a medida que aumenta la carga en MO (Busch & Herrmann, 2003; Jensen, Gelfand, Kounios, & Lisman, 2002; Klimesch, 1999; Sauseng, Klimesch, Schabus, & Doppelmayr, 2005). Estos mismos estudios han encontrado además que alpha aumenta a medida que lo hace el número de elementos que ha de ser recordado (Jensen, Gelfand, Kounios, & Lisman, 2002; Klimesch, 1999), lo que ha llevado a un replanteamiento del verdadero papel de los incrementos de alpha en el procesamiento cognitivo. Concretamente, se ha discutido en los últimos años si reflejan realmente un estado de *idling* (Pfurtscheller, Stancák, & Neuper, 1996) y/o un proceso de inhibición funcional (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007), es decir, un control *top-down* inhibitorio para bloquear la recuperación de elementos de ensayos previos mediante la inhibición funcional de la vía visual dorsal.

En este sentido, Jensen et al. (2002) encontraron, durante una tarea de Sternberg, incrementos de alpha sobre áreas posteriores y centrales bilaterales, a medida que aumentaba el número de elementos. Tuladhar et al., (2007), registrando MEG también en una tarea de Sternberg en la que se empleaban caras como estímulos, encontraron

un incremento de la actividad en alpha a medida que aumentaba la carga de memoria sobre áreas cerebrales posteriores. Al aplicar una técnica de localización de fuentes, descubrieron que la fuente de esta actividad estaba en torno al surco parieto-occipital, una región que no está directamente implicada en el mantenimiento de caras en la MO. Estos resultados son por tanto consistentes con la hipótesis de la inhibición de la vía dorsal, esto es, de la supresión del procesamiento de inputs visuales para dedicar recursos a las estructuras responsables del mantenimiento en MO. Resultados en la misma dirección fueron obtenidos por Jokisch y Jensen (2007) con una tarea *match-to sample* en el que también emplearon caras.

Sin embargo, no todos los resultados en experimentos de MO apuntan en la misma dirección. Gevins y colaboradores (1997), por ejemplo, describieron descensos de potencia en esta banda durante el intervalo de retención en una tarea *n-back* de MO, que además se hicieron más pronunciados a medida que aumentaba la dificultad de la tarea, esto es, el número de elementos que debían ser codificados. En refuerzo de esta hipótesis, observaron incrementos en la potencia de alpha asociados a la práctica, esto es, al perfeccionamiento de la habilidad para ejecutar esa tarea y por tanto a la menor necesidad de recursos corticales. De acuerdo a Klimesch et al. (2007), los resultados de este experimento no contradicen necesariamente los obtenidos en los otros trabajos, dado que las tareas empleadas presentan algunas diferencias fundamentales. Así, en la tarea *n-back* de Gevins et al., (1997), los sujetos han de actualizar y codificar, retener y recuperar información en paralelo, mientras que en tareas como la de Sternberg empleada en los otros estudios es necesario en cambio bloquear la recuperación de información después de la presentación de cada elemento. De este modo, los incrementos de potencia en alpha estarían indicando procesos de control atencional *top-down*, en tanto que los descensos indicarían un proceso de codificación

en memoria. En cualquier caso, cabe recordar que el curso temporal de alpha parece ser muy sensible a las manipulaciones experimentales, con lo que pequeñas diferencias en el diseño de las tareas podrían explicar la disparidad de resultados. Es por esto que, como se ha mencionado más arriba, la interpretación de la implicación de alpha en tareas de MO es hasta la fecha controvertida.

Diferentes estudios han mostrado por otra parte que dirigir la atención hacia un hemicampo visual provoca un incremento sostenido de actividad alpha sobre localizaciones posteriores ipsilaterales que se supone que favorecen la supresión de los distractores situados en el hemicampo contralateral (Kelly, Lalor, Reilly, & Foxe, 2006; Sauseng, y otros, 2005; Worden, Foxe, Wang, & Simpson, 2000), y que estos cambios en la actividad oscilatoria pueden incluso determinar la velocidad de la detección de un objetivo que se presentará a continuación (Thut G., Nietzel, Brandt, & Pascual-Leone, 2006). En este sentido, Sauseng y colaboradores (2009) encontraron que la actividad de alpha predice la capacidad de la MO en base a su capacidad para suprimir la información irrelevante. Concretamente, a través de la presentación de elementos lateralizados, observaron incrementos de alpha en localizaciones posteriores ipsilaterales a los elementos que debían ser recordados. Este incremento se hacía mayor a medida que crecía el número de elementos presentados. Observaron también. que la estimulación EMTr en la frecuencia alpha sobre localizaciones ipsilaterales podía modular la capacidad de la MO influyendo en la habilidad para suprimir la información distractora.

Finalmente, decir que los efectos sobre alpha no sólo se han descrito en casos de atención sostenida. Así, Babiloni y colaboradores (2004) encontraron en una tarea en la que una pista precedía a un estímulo *go* visual que la presentación de la pista

provocaba un fuerte aumento transitorio de alpha sobre localizaciones de línea media y bilaterales prefrontales, sensoriomotoras y parietales posteriores, con lo que concluyeron que las fluctuaciones temporales de atención modulaban la actividad alpha sobre amplias regiones de ambos hemisferios.

3.3. Análisis de la actividad oscilatoria.

3.3.1. Descripción de la actividad oscilatoria.

Una oscilación implica una variación periódica a lo largo del tiempo. Podemos caracterizar el comportamiento de una onda, en función del tiempo, a partir de tres constantes, amplitud (A_0), frecuencia (f_0) y fase inicial (φ_0) según la fórmula:

$$s(t) = A_0 \cos(2\pi f_0 t + \varphi_0)$$

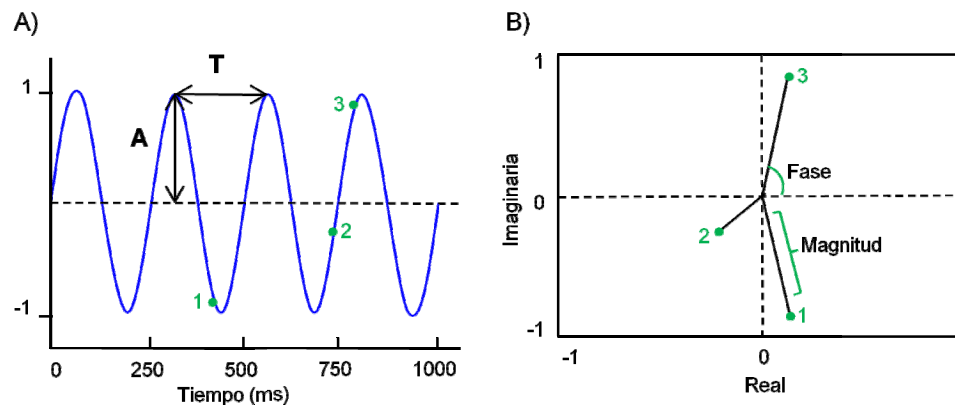


Figura 1. (A) Representación en el dominio del tiempo de una onda, señalando su período (T) y amplitud (A). En ese ejemplo, la onda tiene una frecuencia de 4 Hz o ciclos por segundo. (B) Representación compleja de los distintos puntos señalados en la onda en (A), mostrando la amplitud o magnitud (longitud del vector que une el origen de coordenadas con el punto complejo) y fase (ángulo del vector magnitud con el eje de abscisas) de cada uno de ellos.

La Figura 1(A) ilustra los parámetros básicos que definen una oscilación en el dominio del tiempo. La amplitud (A) es la medida de la magnitud de la onda, es decir, la

magnitud de la alteración máxima de la onda durante un período. Su unidad de medida es, en el caso del EEG, el microvoltio (μV). El período (T) corresponde al tiempo transcurrido entre dos estados sucesivos de la onda que se encuentran en el mismo estado de oscilación (i.e. dos máximos o dos mínimos sucesivos). La frecuencia (f) es la inversa del período, el número de veces que se repite una oscilación por unidad de tiempo, es decir:

$$f = 1/T = \omega/2\pi$$

donde ω es la velocidad angular (radianes por segundo). Su unidad de medida es el hercio (Hz), que se define como el número de ciclos que ocurren en un segundo.

Finalmente, la fase se refiere a la posición relativa de la onda dentro de un ciclo, entre -180° y 180° o, en radianes, entre $-\pi$ y π . La fase viene dada por la expresión

$$\cos(2\pi f_0 t + \phi_0)$$

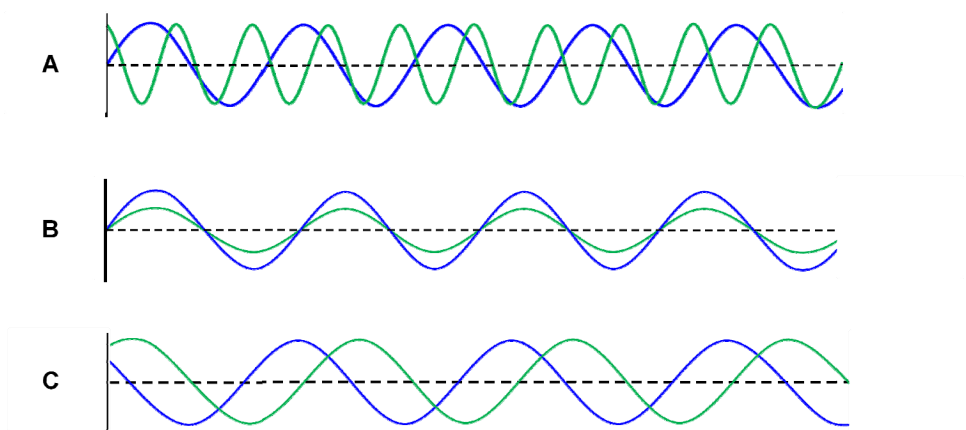


Figura 2. Representación de ondas con distintos parámetros de frecuencia, fase y amplitud. (A) Ondas con la misma amplitud y fase, pero con distinta frecuencia. (B) Ondas con la misma frecuencia y fase, pero con distinta amplitud. (C). Ondas con la misma amplitud y frecuencia, pero con distinta fase.

El EEG representa la actividad en el dominio del tiempo, es decir, muestra cómo cambia dicha actividad a lo largo del tiempo. Aunque en este dominio la información referente a la amplitud, frecuencia y fase está ya está contenida en la señal, no puede ser medida sin antes convertir dicha señal del dominio del tiempo al de la frecuencia, lo cual puede hacerse mediante operadores matemáticos denominados transformadas. Cuando asumimos que las oscilaciones EEG son estables o ‘estacionarias’, es decir, que su composición espectral no varía a lo largo del tiempo, podemos utilizar la denominada transformada de Fourier para descomponer espectralmente este período de EEG invariante en el tiempo. El resultado de esta operación es lo que se denomina un *espectro de frecuencias* o *descomposición espectral de frecuencias*, una representación de la amplitud y la fase de las funciones sinusoidales que componen la señal original de las oscilaciones para cada frecuencia a lo largo de todo el período de tiempo analizado. La resolución en frecuencias está determinada por la tasa a la que ha sido digitalizado el EEG, y por tanto por el número total de puntos de tiempo contenidos en la ventana temporal.

Al margen de la transformada de Fourier, existen varios procedimientos para el análisis de la actividad oscilatoria, cuya idoneidad depende de las asunciones que hagamos acerca de las características de la misma, y que se expondrán brevemente en los siguientes apartados.

Si consideramos la señal anterior en el dominio del tiempo, $s(t)$, el análisis TF de esta señal produce un espectro dependiente del tiempo, $S(f,t)$, una representación bidimensional de la señal en el espacio TF. Esta representación es un conjunto de números complejos, de modo que en cada punto, consta de un valor de amplitud $|S(f,t)|$ y un valor de fase $\varphi(f,t)$, de modo que,

$$S(f, t) = |S(f, t)|e^{i\varphi(f, t)}$$

Es decir, que para estimar en un determinado tiempo t y frecuencia f la amplitud y/o fase de la señal, es necesario en primer lugar determinar esta representación compleja de valores TF (Bruns, 2004). A partir de la representación TF de la señal, es posible estimar una gran variedad de, algunos de los cuales se citarán a continuación.

3.3.2. Medidas derivadas del análisis TF.

3.3.2.a. Amplitud.

Uno de los parámetros de la señal más frecuentemente determinados es la amplitud o magnitud espectral (Figura 1B). La amplitud puede obtenerse fácilmente a partir de la ecuación anterior, pues es el módulo de la representación TF (en la Figura 1B el módulo del vector que une el origen de coordenadas con cada uno de los puntos TF). Si la amplitud se estima independientemente de las variaciones de fase ensayo a ensayo, se puede calcular la amplitud individualmente en cada ensayo,

$$A_n(f, t) = |S_n(f, t)|$$

A partir de estos valores, la estimación del promedio de todos los ensayos se puede conseguir simplemente promediándolos:

$$A(f, t) = \frac{1}{N} \sum_{n=1}^N A_n(f, t)$$

Cuando se eleva al cuadrado la medida de amplitud, se obtiene la *potencia* espectral, una medida del número de neuronas que disparan de manera sincrónica (Klimesch, 1999), a partir de la cual se pueden obtener medidas específicas de la potencia como

desincronización/sincronización vinculada a un evento (ERD/ERS, del inglés *event-related desynchronization/synchronization*) (Pfurtscheller, 1992) o el índice de perturbación espectral vinculada a un evento (del inglés *event-related spectral perturbation*)(Makeig, 1993). Dado su interés para los objetivos del presente trabajo, se comentarán a continuación con mayor detalle algunos aspectos de estas medidas.

El término ERD fue introducido por Pfurtscheller (1977), como medida de la reducción de potencia en la banda de alpha en el EEG cuando los sujetos abren los ojos. Recibe su nombre del hecho de que asume que el arousal cortical implica la desincronización de ritmos corticales lentos, coherentes en el espacio y en el tiempo, y su substitución por ritmos más rápidos y diferenciados espacialmente (Makeig, 1993). Análogamente, el término ERS es una medida del aumento de la potencia en una determinada banda de frecuencia.

Los índices ERD/ERS proporcionan valores de potencia dentro de bandas de frecuencia concretas en relación a la potencia del EEG registrado durante un período de línea base unos pocos segundos antes de que el evento de interés tenga lugar, en forma del porcentaje de variación de potencia respecto a ese período de referencia (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999) El procedimiento clásico para el cálculo del índice ERD incluye filtrar mediante un filtro de paso de banda de la frecuencia que interesa computar, elevar al cuadrado los valores de amplitud para obtener valores de potencia, promediar los valores de potencia entre ensayos y promediar sobre muestras de tiempo para suavizar los datos y reducir la variabilidad. Este procedimiento resulta en un curso temporal de valores de potencia en la banda estudiada.

Introducción

El índice ERSP fue introducido por Makeig (1993) y constituye una generalización del método de ERD. Es el índice que ha sido utilizado en el presente trabajo para calcular las variaciones de potencia en el EEG. El ERSP mide cambios dinámicos en la amplitud de un amplio espectro de frecuencias del EEG en función del tiempo y en relación a un evento experimental. Es decir, mide el curso temporal promedio de cambios relativos en la amplitud del EEG inducidos por un conjunto de eventos experimentales similares. Estos cambios espectrales implican por lo general más de una frecuencia o banda de frecuencias, de modo que el análisis ERSP del espectro completo proporciona más información que el índice ERD.

Para computar el ERSP, se calcula el espectro de frecuencias en una línea base que precede inmediatamente a cada aparición del evento de interés. La época se divide en breves ventanas de datos que se solapan entre sí, y se crea un promedio del espectro de amplitud de las mismas. A continuación se normaliza cada una de estas transformaciones espectrales, en épocas individuales, dividiéndolas por sus respectivos espectros de línea base. Las transformadas normalizadas de los distintos ensayos se promedian después para producir un promedio de ERSP (Makeig, 1993).

En resumen, el ERSP realiza un análisis del aumento o disminución de potencia con relación a una línea base predefinida en cada uno de los instantes temporales que siguen a un evento. Este análisis se realiza ensayo a ensayo en todo el rango de frecuencias de interés. Su valor viene dado por la siguiente fórmula:

$$ERSP(f, t) = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (F_k(f, t))^2$$

Donde, para n ensayos, $F_k(f,t)$ es la estimación espectral del ensayo k de la frecuencia f en el instante t .

Los cambios significativos en ERSP se reflejan en valores medios de potencia TF que exceden un umbral de corte significativo extraído del período de línea base.

3.3.2.b. Fase.

Al igual que ocurre con la potencia, la fase de la señal puede ser extraída de la representación TF, de modo que según la ecuación de dicha representación, la fase sería el argumento de $S(f,t)$:

$$\varphi_n(f,t) = \arg(S_n(f,t))$$

En la representación gráfica de la Figura 1B, la fase se representa como el ángulo que forma el módulo del vector de un punto TF con el eje de abscisas.

Al contrario de lo que ocurre con la amplitud, no suele emplearse la información en fase como medida en sí misma (Bruns, 2004), sino que más bien ésta suele estar implícita en medidas sensibles al acoplamiento entre señales, que pueden medir el acoplamiento de fase (Delorme & Makeig, 2004; Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Pernier, 1997) (o de fase y amplitud) de señales registradas en un mismo canal ensayo a ensayo, o de señales registradas simultáneamente en distintos canales (Lachaux, Rodríguez, Martinerie, & Varela, 1999; Le Van Quyen, y otros, 2001; Rodríguez, George, Lachaux, Martinerie, Renault, & Varela, 1999), dentro de una misma frecuencia o entre frecuencias diferentes (Canolty, y otros, 2006; Lisman & Buzsáki, 2008) y permiten investigar la conectividad entre diferentes poblaciones neuronales. (Bruns, 2004; Nunez, Srinivasan, & Westdorp, 1997).

3.3.3. Análisis de tiempo-frecuencia (TF).

Por lo general no es posible asumir que la actividad EEG es estable a lo largo del período temporal de interés, por lo que se hace necesario recurrir a métodos que caractericen las señales oscilatorias no sólo en el dominio de la frecuencia, sino también en el dominio del tiempo. Estos métodos nos muestran los cambios de potencia relacionados con un evento en relación a un período de línea base previa al evento, en épocas EEG seleccionadas en relación a la presentación de estímulos o la emisión de respuestas.

Existen distintas aproximaciones a la descomposición en TF de la información EEG, incluyendo la transformada corta de Fourier o las transformadas *wavelet*. Todos los métodos de descomposición en TF tratan de alcanzar un compromiso entre su resolución temporal y su resolución en frecuencia a la hora de resolver la señal EEG. En general, cuanto mayor sea la ventana temporal empleada para segmentar la señal, mayor será la resolución en frecuencia pero peor la resolución temporal, mientras que lo contrario será cierto cuanto más pequeñas sean las ventanas temporales. Este acuerdo entre la precisión en el dominio del tiempo y en el dominio de la frecuencia se formaliza en el *principio de incertidumbre de Heisenberg*, que establece que no es posible medir con precisión de manera simultánea los valores de ciertas propiedades conjugadas de una partícula elemental, de modo que cuanto mayor sea la precisión en la medida de una de ellas, menor será la precisión con la que la otra pueda ser controlada o determinada (Folland & Sitaram, 1997).

3.3.3.a. Transformada de Fourier corta.

Se trata de una variante de la transformada de Fourier que permite segmentar la señal en ventanas de tiempo discretas, asumir que dentro de ellas la señal es estacionaria, y

ejecutar entonces sobre cada ventana una transformada de Fourier con el objetivo de caracterizar los cambios en la potencia y la fase de la señal EEG a lo largo del tiempo. Por lo general se aplica una ventana temporal de duración fija a todas las frecuencias, lo cual supone una importante limitación de esta aproximación dado que la caracterización óptima de los cambios temporales en señales de alta frecuencia requiere ventanas temporales más cortas que las necesarias para caracterizar las señales de baja frecuencia. Una aproximación más flexible en la que el tamaño de la ventana varía a través de las frecuencias para optimizar la resolución temporal de diferentes frecuencias puede encontrarse en el análisis con *wavelets* (Bruns, 2004).

3.3.3.b. Transformada wavelet.

La transformada *wavelet* consiste en comparar en cada instante de tiempo la señal EEG con una señal prototipo o *wavelet* que mantiene constante su forma pero varía su resolución en función de la frecuencia que estamos analizando. Las *wavelets* son ondas de duración limitada que tienen un valor medio de cero. Para ser útiles en el modelado de señales biológicas como el EEG, las ondas contenidas en una *wavelet* deben proporcionar un ajuste biológicamente plausible a la señal que se quiere modelar. El tipo más común de *wavelet*, la *wavelet* Morlet (Tallon-Baudry et al., 1998), es un segmento de onda sinusoidal que comprende un número determinado de ciclos y que es modulada por una función gaussiana de modo que la *wavelet* tiene su mayor magnitud en el punto temporal central y se estrecha hacia los límites de la ventana temporal. Para ajustarse a cada frecuencia de interés, suele utilizarse una familia de *wavelets*, todas ellas con el mismo número de ciclos, que comprende varias versiones comprimidas y estiradas de la *wavelet* original, lo que obliga a utilizar una ventana temporal de longitud diferente para cada frecuencia, con ventanas más largas para las

frecuencias más bajas y ventanas más cortas para las más altas. Cada *wavelet* de una familia es aplicada sobre la serie temporal de datos EEG, deslizando la ventana temporal de la *wavelet* a lo largo de la serie de tiempo y obteniendo así una serie temporal separada de coeficientes *wavelet* complejos para cada frecuencia. Estos coeficientes complejos, cada uno con su componente real e imaginario, son empleados para derivar la magnitud y ángulo de fase.

El número de ciclos que contenga la *wavelet* debe ser escogido teniendo en cuenta los objetivos e hipótesis del experimento en cuestión. Como regla general, cuantos más ciclos tenga, mejor será la resolución espectral y peor la temporal y, cuantos menos ciclos, peor la resolución espectral y mejor la temporal. En la práctica, el número de ciclos empleados suele mantenerse en torno a 7 (Tallon-Baudry et al., 1998), pero sea cual sea el número de ciclos elegidos dicha elección supone, como decimos, cierto sacrificio en el compromiso entre la máxima resolución espectral y temporal que queremos alcanzar. Un número de ciclos muy elevado puede impedirnos obtener una resolución temporal adecuada en frecuencias bajas, del mismo modo que un número de ciclos demasiado bajo puede resultar insuficiente para obtener la resolución espectral deseada en frecuencias altas. Una aproximación que permite llegar a un mejor acuerdo entre resolución espectral y temporal consiste en aplicar *wavelets* en las que el número de ciclos se incremente lenta y progresivamente a medida que lo hace la frecuencia analizada (Delorme & Makeig, 2004). Hemos optado por esta aproximación en las descomposiciones TF presentadas en los experimentos que conforman el núcleo de esta tesis.

3.3.4. Análisis de tiempo-amplitud y análisis TF.

Una de las mayores ventajas del registro EEG para el estudio de la actividad neural reside en su elevada resolución temporal, que permite no sólo estudiar la naturaleza sino también el curso temporal, en tiempo real, de los eventos neurales que subyacen a diferentes procesos sensoriales, perceptivos y cognitivos. A lo largo de los años, la extracción de PE a partir del EEG ha sido ampliamente utilizada para el estudio de dichos procesos. Los PE son variaciones sistemáticas de voltaje respecto de una línea base previa, que se hacen evidentes al promediar épocas de EEG, y que reflejan en sus amplitudes y latencias procesos relacionados con el estímulo, respuesta o proceso que los provoca. Sin embargo, el promediado de múltiples épocas, si bien permite mejorar la relación señal-ruido, tiene el inconveniente de que tiende a cancelar las oscilaciones que, a pesar de estar relacionadas con el proceso cognitivo que tratamos de estudiar, no aparecen en la misma latencia y/o con la misma fase en todos los ensayos.

Por tanto, si bien tanto los PE como los análisis TF proporcionan una perspectiva de la secuencia de eventos que tienen lugar durante el procesamiento de la información, los análisis TF ofrecen una serie de ventajas entre las que destaca, en relación a los objetivos del trabajo presentado aquí, el hecho de que permiten, como hemos visto, conservar una parte de la actividad neural que sería eliminada durante el procedimiento clásico de análisis de tiempo-amplitud.

Para terminar esta sección, y a modo de resumen, diremos que en este trabajo sumamos, al análisis tradicional de PE, un análisis TF de la actividad oscilatoria mediante una transformada *wavelet* de tipo Morlet cuyo número de ciclos se fue incrementando de forma lineal a medida que lo hizo también la frecuencia analizada, empleando medidas de potencia total, concretamente el índice ERSP (Delorme &

Introducción

Makeig, 2004), para evaluar las variaciones en el espectro de frecuencia en un rango de entre 2 y 30 Hz respecto de un período de línea base y comparar luego estadísticamente dichas variaciones entre las distintas condiciones experimentales.

II. PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS DEL ESTUDIO

El propósito general del trabajo presentado en esta tesis doctoral fue el de profundizar en el estudio de los mecanismos neurales relacionados con la detección de cambios y con la CC ya desde el periodo previo a la ocurrencia del cambio y, especialmente, caracterizar el curso de la actividad oscilatoria neural en relación a estos procesos. Para ello realizamos dos experimentos, el primero destinado a proporcionar las respuestas generales a nuestras cuestiones y el segundo dirigido a corroborar nuestra interpretación de los resultados obtenidos en el primero. En ambos casos empleamos un paradigma *one-shot* de CC para cuyo diseño básico nos basamos en la extensa literatura disponible al respecto (Eimer & Mazza, 2005; Koivisto & Revonsuo, 2003; Luck & Vogel, 1997; Phillips, 1974; Pourtois, De Preto, Hauert, & Vuilleumier, 2006), con algunas adaptaciones específicas para favorecer el análisis de TF, esencialmente en lo referido al intervalo entre ensayos. En el diseño del segundo experimento, que como se describirá más adelante incluye aspectos de un paradigma de *cueing*, consideramos también otros estudios en los que se habían realizado modificaciones similares a las que nos interesaba incluir en nuestro trabajo (Koivisto & Revonsuo, 2005; Vogel & Machizawa, 2004). En este contexto, en la presente Tesis Doctoral se plantearon los siguientes objetivos:

1. Describir el curso temporal de la actividad neural relacionada con el proceso de detección de cambios y con la CC, desde la presentación de la escena previa al cambio hasta la emisión de una respuesta acerca de la detección o no del mismo. Empleamos para ello un registro EEG durante la ejecución de una tarea de CC. La elevada resolución temporal de la actividad EEG hace de su registro un adecuado para abordar esta cuestión.

2. Derivado del objetivo anterior, analizar la actividad oscilatoria en el EEG relacionada con el proceso de detección de cambios y con la CC. En este sentido, decir que no tenemos constancia de que, hasta la fecha, se hayan publicado estudios que hayan estudiado dicha actividad en este contexto. Los trabajos con EEG se han centrado casi exclusivamente en análisis de PE. Aquí añadimos análisis de TF a los análisis clásicos de tiempo-amplitud con el fin de obtener una descripción más completa de dichos procesos.

3. Explorar la posibilidad de que el fenómeno de CC pueda estar relacionado, al menos en cierta medida, con la actividad neural asociada al procesamiento de la imagen previa al cambio. A este respecto, cabe decir que las posibles causas del fenómeno de CC todavía son objeto de debate. Se ha especulado con que podría deberse a que la imagen previa al cambio simplemente es sobrescrita por la imagen que lo contiene o por el espacio en blanco entre ambas, o bien a que la imagen que contiene el cambio no es codificada adecuadamente y por tanto no puede ser comparada con la primera (Simons & Rensink, 2005). Se ha sugerido también que, si realmente apenas representamos internamente la información que percibimos en nuestro entorno (O'Regan, 1992), la simple presentación del espacio en blanco entre las imágenes, que elimina la señal de transición que indica la ocurrencia del cambio, bastará para perder la guía de la atención hacia el mismo y provocar CC. Podría ocurrir, por otra parte, que ambas escenas fuesen adecuadamente codificadas, pero que existiese algún problema a la hora de compararlas (Simons, Chabris, Schnur, & Levin, 2002). Sin embargo, la inmensa mayoría de trabajos no han abordado esta cuestión, incluso cuando han empleado registros EEG que podrían proporcionar respuestas al respecto, y han centrado su interés en la actividad registrada una vez que el cambio ya se ha producido (Eimer & Mazza, 2005; Koivisto & Revonsuo, 2003;

Turatto, Angrilli, Mazza, Umiltà, & Driver, 2002). Tan sólo dos de estos trabajos han abordado este asunto, y sus resultados no son coincidentes (Koivisto & Revonsuo, 2005; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006).

4. Lograr una mejor asignación de los ensayos a las diferentes condiciones experimentales con el objetivo final de facilitar la búsqueda de correlatos psicofisiológicos de la detección de cambios y la CC. Un problema habitual en los experimentos de detección de cambios, especialmente cuando se les pide que indiquen si han percibido o no un cambio sin necesidad de que tengan que indicar dónde se ha producido o en qué ha consistido, consiste en diferenciar en qué medida una respuesta de CC se debe a que el observador realmente no ha percibido un cambio o a que a pesar de haberlo percibido no lo ha hecho con suficiente claridad o intensidad como para emitir una respuesta de detección. Este problema puede verse además acentuado por el hecho de que las respuestas pueden estar condicionadas por el criterio más o menos conservador que se imponga cada participante (Eimer & Mazza, 2005), lo que puede llevar a una asignación errónea de algunos de los ensayos a las distintas condiciones experimentales que merme la posibilidad de encontrar diferencias entre condiciones en los análisis psicofisiológicos. Por lo general, en los experimentos CC los sujetos reciben instrucciones precisas y algunos ensayos de prueba para familiarizarse con la tarea, y se comprueba que ciertos indicadores indirectos, como el número de falsas alarmas (respuesta incorrecta ante la ausencia de un cambio), indiquen que la ejecución ha sido correcta. Mediante la utilización de una escala Likert en la que los sujetos debían indicar el grado de seguridad que tenían en la respuesta que acababan de emitir, pretendíamos conseguir una clasificación más estricta de los ensayos en las diferentes categorías, seleccionando únicamente aquellos en los que el grado de confianza hubiese sido alto.

5. Investigar la cuestión de la detección implícita de cambios. Como ya se ha expuesto en detalle, este término se refiere a la idea de que los cambios en el medio pueden ser implícitamente representados por el sistema visual, incluso cuando los observadores afirman no haberlos percibido. Varios trabajos han mostrado que los cambios no conscientemente detectados pueden influir sobre la conducta (Dehaene, y otros, 1998; Fernández-Duque & Thornton, 2000; Luck & Vogel, 1996; Thornton & Fernández-Duque, 2000; Thornton & Fernández-Duque, 2002). Sin embargo, con unas pocas excepciones (Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Kimura, Katayama, & Ohira, 2008; Laloyaux, Destrebecqz, & Cleeremans, 2006), la mayor parte de los estudios electrofisiológicos no han encontrado marcador alguno de detección implícita de cambios (Eimer & Mazza, 2005; Koivisto & Revonsuo, 2003; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006).

6. Finalmente, el segundo experimento tenía el objetivo específico de evaluar el modo en el que la carga en memoria de trabajo modulaba los resultados obtenidos en el primer experimento, con el objetivo de reforzar nuestra interpretación de los mismos. Concretamente, se controló mediante pistas endógenas la dirección de la atención de los participantes ensayo a ensayo al tiempo que se aplicaron, en diferentes bloques, dos condiciones distintas de carga en memoria de trabajo. Este objetivo será detallado con mayor precisión en el apartado correspondiente (apartado IV).

III. EXPERIMENTO 1.

1. Introducción.

El propósito general de este experimento, así como sus objetivos concretos, son los descritos en el apartado anterior (objetivos 1 a 5 de la presente Tesis Doctoral). Para alcanzarlos, realizamos tanto un análisis de TF como uno de PE de la actividad oscilatoria a partir del EEG de los participantes. Como hemos señalado antes, uno de nuestros principales objetivos fue el de caracterizar la actividad oscilatoria en el contexto del proceso de detección de cambios, de modo que los análisis de PE quedaron restringidos a determinados componentes que, además de ser evidentes en los propios trazados de PE, resultaban de interés por haber sido descritos efectos experimentales sobre sus amplitudes en trabajos previos realizados en el contexto de la CC (Eimer & Mazza, 2005; Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Koivisto & Revonsuo, 2003; 2005; Niedeggen, Wichmann, & Stoerig, 2001; Pessoa & Ungerleider, 2004; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006).

A diferencia de lo ocurrido con los PE, donde distintos trabajos previos nos permitieron conocer a priori qué componentes podrían resultar de interés en nuestro estudio, el análisis de la actividad oscilatoria fue en primera instancia exploratorio, dado que no existen hasta la fecha estudios sobre CC con esta clase de medidas. Se realizó en primer lugar un análisis TF para caracterizar las variaciones en el espectro de potencia con respecto a la línea base, empleando para ello el índice ERSP (Makeig, 1993) y distribuciones *bootstrap* (ver Método), y con los resultados obtenidos se determinaron las ventanas de TF de interés. En consecuencia, dichos análisis se centraron principalmente en las bandas theta y alpha, tanto para la actividad en

Experimento 1

respuesta a la imagen previa al cambio como en lo que concierne a aquella que se produce una vez el cambio ya ha sido presentado.

Volviendo a los PE, y respecto a la actividad previa al cambio, decidimos analizar la amplitud de los componentes P1 y N1 de PE basándonos en los dos trabajos previos de CC que empleando EEG habían abordado el estudio de la actividad previa al cambio (Koivisto & Revonsuo, 2005; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006). En lo referente a la actividad que sigue a la presentación del cambio, nuestros análisis de PE se centraron en el análisis de la amplitud del componente P3, que con gran consistencia ha sido descrito en asociación a la detección correcta de un cambio (Eimer & Mazza, 2005; Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Koivisto & Revonsuo, 2003; 2005; Niedeggen, Wichmann, & Stoerig, 2001; Pessoa & Ungerleider, 2004; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006).

2. Método.

2.1. Participantes.

Treinta voluntarios sanos, todos diestros, dieron su consentimiento informado por escrito para participar en el experimento y recibieron una compensación económica por su participación. Nueve de estos sujetos fueron descartados debido a que el hecho de no disponer de un número suficiente de ensayos en alguna de las condiciones experimentales no permitía obtener una razón señal-ruido aceptable. De este modo, veintiún participantes, ocho de ellos varones (24.67 ± 5.34 años, 19-34), formaron parte de la muestra definitiva. Ninguno de los participantes presentaba historia de trastornos neurológicos y/o psiquiátricos y todos ellos tenían una visión normal o adecuadamente corregida.

2.2. Estímulos y procedimiento.

Los registros se realizaron en una sala eléctricamente aislada, con sonido atenuado y tenuemente iluminada. Para realizar el experimento, los participantes se sentaron en un sillón a una distancia de 100 cm de un monitor CRT de 21 pulgadas (1024 x 768 a 100 Hz) con un dispositivo de respuesta situado en una plataforma bajo sus manos. Los estímulos consistieron en imágenes que contenían cuatro enrejados sinusoides de 2.6 ciclos por grado (tamaño aparente, 1° de ángulo visual; contraste, 25%; luminancia, 3.5 cd/m^2), cada uno de ellos orientado horizontal o verticalmente y presentados sobre un fondo gris (luminancia de 2.85 cd/m^2) a una distancia de 5° desde un punto de fijación central (tamaño, $0.5^\circ \times 0.5^\circ$). Se presentaron secuencias de dos imágenes sucesivas en las que la segunda podía ser igual o diferente de la primera (ver más abajo). El punto de fijación permaneció continuamente presente hasta la desaparición de la segunda imagen de cada secuencia.

Se empleó un paradigma *one-shot* de detección de cambios (Phillips, 1974). En cada ensayo, se presentaron dos imágenes (S1, S2) sucesivamente durante 133 ms cada una, separadas por un intervalo de 665 ms en el que únicamente el punto de fijación permaneció visible. El experimento incluyó 20 bloques de 32 ensayos cada uno. En la mitad de los ensayos de cada bloque (16), ambas imágenes fueron idénticas (ensayos sin cambio). En los otros 16, alguno de los cuatro enrejados fue sustituido por otro que presentaba una rotación de 90° respecto del original, mientras que los otros tres enrejados permanecían idénticos (ensayos con cambio). Los cambios en cualquier elemento ocurrieron en un orden aleatorio y con igual probabilidad. Del mismo modo, se mezclaron al azar ensayos con y sin cambio. La presentación de estímulos y el registro de respuestas conductuales se realizó empleando el software Presentation®.

Experimento 1

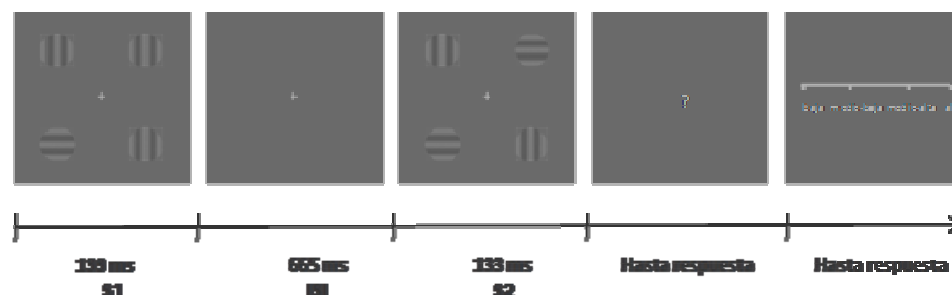


Figura 3. Representación esquemática de un ensayo en el Experimento 1. Cada ensayo consistió en la breve presentación de dos imágenes (133 ms) separadas por un breve intervalo (665 ms). La segunda imagen podía ser idéntica a la primera o presentar un cambio (una rotación de 90°) en alguno de sus elementos. Este ejemplo muestra un cambio en el elemento superior derecho. Tras la desaparición de la segunda imagen, un signo de interrogación en el centro de la pantalla indicaba a los sujetos que debían emitir una respuesta sobre la ocurrencia o no de un cambio. Tras dar esa respuesta, se presentaba en pantalla la escala Likert preguntando el grado de confianza en la respuesta (baja, media-baja, media-alta, alta). El siguiente ensayo comenzaba 2000 ms después de responder a esta segunda pregunta.

La tarea de los participantes consistió en mantener su mirada en el punto de fijación central e informar de si habían percibido un cambio o no entre ambas imágenes presionando un botón con la mano derecha o izquierda al final de cada ensayo, cuando aparecía en el centro de la pantalla un signo de interrogación. Esto dio lugar a cuatro posibles condiciones: detección correcta de un cambio (DC), ceguera al cambio (CC), no-cambio correctamente identificado (NCC) y respuesta incorrecta ante un no-cambio (falsa alarma, FA). La asignación de los botones de respuesta se contrabalanceó entre sujetos. Después de que hubiesen indicado su respuesta, se presentó en el centro de la pantalla una escala de cuatro puntos preguntando a los participantes sobre el grado de confianza que tenían en la respuesta que acababan de dar (bajo, medio-bajo, medio-alto, alto). Los participantes respondieron presionando una de cuatro teclas en el dispositivo de respuesta. El intervalo entre ensayos fue de 2000 ms.

Antes de llevar a cabo la tarea con el registro simultáneo de EEG, los sujetos realizaron algunos ensayos de prueba para comprobar si habían comprendido la tarea correctamente. Durante las sesiones de registro, y siempre entre los bloques de ensayos, se realizaron descansos breves a criterio de los participantes.

2.3. Registro y análisis de los datos conductuales.

Durante la ejecución de la tarea se registró como medida conductual el porcentaje de respuestas en cada condición (DC, CC, NCC, FA). No consideramos necesario realizar análisis estadísticos sobre dichos porcentajes, dado que el único propósito de estas medidas fue el de establecer si la ejecución de los participantes se ajustaba a lo requerido en la tarea. Así, los participantes con porcentajes superiores a un 10% de FA fueron excluidos de la muestra.

Por otra parte, para asegurar que no había diferencias significativas entre condiciones en relación a los grados de confianza en la respuesta, se realizó un ANOVA de medidas repetidas con los factores ‘cambio’ (cambio/no-cambio), ‘respuesta’ (correcta/incorrecta) y ‘confianza’ (alta, medio-alta, medio-baja, baja) sobre la tasa de respuesta en cada condición.

2.4. Registro electrofisiológico.

Se registró de forma continua la actividad EEG (0.05-100 Hz; filtro *notch* de 50 Hz) en 60 localizaciones empleando amplificadores BrainAmp (BrainProducts, Munich, Alemania) y electrodos sinterizados de plata-cloruro de plata montados en un gorro elástico (EASYCAP, Herrsching-Breitbrunn, Alemania) con una tasa de muestreo de 500 Hz y un factor de amplificación de 10 k. Los electrodos para el registro EEG se colocaron siguiendo el sistema internacional 10-20 extendido (Fp1, Fp2, AF7, AF3, AFz, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2) y con referencia común a la punta de la nariz. Se colocaron cuatro electrodos adicionales, en montajes bipolares, en los puntos supra-e infraorbital del ojo izquierdo y en los cantos externos

Experimento 1

de ambos ojos para registrar el electro-oculograma (EOG) vertical y horizontal respectivamente. Se ubicó un único electrodo de toma de tierra en el nasion. En todos los electrodos se mantuvieron las impedancias por debajo de 10 k Ω .

2.5. Análisis de la actividad oscilatoria.

Los datos de todas las condiciones fueron divididos en épocas de 4198 ms (desde -1500 ms a 2698 ms con respecto a la presentación de S1) y luego unidos en un único conjunto de datos para cada sujeto. Antes de realizar el análisis de la actividad oscilatoria, se eliminaron los artefactos empleando la versión v6.0b de EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004), una herramienta de software libre (Swartz Center for Computational Neurosciences, La Jolla, CA; <http://www.sccn.ucsd.edu/eeglab>) en entorno Matlab®7.5 (MathWorks, Inc, Natick, MA). El procedimiento fue el siguiente. En primer lugar, las épocas que contenían artefactos no estereotipados (por ejemplo, movimientos de cables, fallos en electrodos) fueron eliminadas manualmente, mientras que se mantuvieron las que contenían artefactos estereotipados y repetidos (por ejemplo, parpadeos, artefactos musculares, etc.). A continuación se aplicó, de forma individual en cada sujeto, un ‘análisis de componentes independientes infomax extendido (ICA)’ (Bell & Sejnowski, 1995; Lee, Girolami, & Sejnowski, 1999), empleando como criterio de paro un cambio de peso de $<10^{-7}$ ó 512 iteraciones. Las activaciones correspondientes a los distintos componentes fueron a continuación evaluadas y categorizadas como actividad cerebral o artefactos no cerebrales mediante la inspección visual de sus topografías en superficie, curso temporal, imagen de PE y espectros de activación. Tras la identificación de los componentes que constituían artefactos, cada conjunto de datos EEG con todas las condiciones de cada individuo agrupadas fue reconstruido sin esos componentes. Finalmente, de cada uno

de estos conjuntos de datos de cada sujeto purgados con ICA se extrajeron las épocas correspondientes a cada condición experimental.

Con el objetivo de poder hacer comparaciones entre condiciones, el número de ensayos correspondiente a las condiciones con respuesta correcta (DC, NCC) fue ajustado en cada participante para que fuese similar al número de ensayos CC. La selección de estos ensayos se realizó de manera aleatoria. Este procedimiento condujo a que como promedio quedasen disponibles 96.9 (± 13.2) ensayos en cada condición para cada sujeto. A causa de la relativamente baja tasa de ensayos con falsas alarmas, esta condición (FA) fue descartada en los análisis estadísticos dado que no fue posible disponer en cada participante de un número de ensayos comparable al de las otras condiciones.

Los posteriores análisis de TF se realizaron empleando también el software EEGLAB. Los cambios en la actividad oscilatoria fueron analizados empleando una transformada *wavelet*, la cual proporciona un buen ajuste entre resolución temporal y resolución en frecuencia (Tallon-Baudry & Bertrand, Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation, 1999). Se realizó un análisis TF ensayo a ensayo para cada sujeto, condición y electrodo por separado mediante una transformada *wavelet* de tipo Morlet cuyos ciclos se incrementaron linealmente (Delorme & Makeig, 2004), desde 2 ciclos para la frecuencia más baja (2 Hz) hasta 15 ciclos para la frecuencia más alta (30 Hz) analizada (tamaño del incremento en ciclos, 0.5 Hz por cada aumento de 1 Hz en la frecuencia analizada). Los cambios en el espectro de potencia fueron computados mediante el índice ERSP (Delorme & Makeig, 2004). Los cambios significativos en ERSP se reflejan en valores medios de potencia TF que exceden un umbral de corte significativo extraído del período de línea base.

Experimento 1

Para determinar dicho umbral, se emplearon distribuciones *bootstrap* ($p < 0.01$), extraídas aleatoriamente del período de línea base (-1500 ms) y aplicadas 200 veces (Delorme & Makeig, 2004).

2.6. Análisis estadístico de la actividad oscilatoria.

Los análisis estadísticos fueron realizados sobre un intervalo temporal cuyo rango iba desde los 0 ms hasta los 1600 ms post-S1. Dicho intervalo fue dividido, por propósitos de análisis, en 26 ventanas temporales de igual longitud (60 ms). Los electrodos vecinos fueron combinados en regiones topográficas de interés (ROI) con el objetivo de mantener la potencia estadística (Oken & Chiappa, 1986).

Para diferenciar la actividad relacionada con la detección de un cambio de aquella relacionada con la CC, se compararon los ensayos que contenían un cambio en función de si los participantes informaron haberlo percibido (ensayos DC) o no (ensayos CC). Estos dos tipos de ensayo son diferentes en cuanto la consciencia de cambio de la que informan los sujetos pero equivalentes respecto a la ocurrencia física del cambio. Por tanto, las diferencias entre estos ensayos deberían reflejar procesos neurales responsables de la detección de un cambio (Eimer & Mazza, 2005). Con el objetivo de asegurar que estas diferencias no se debieran simplemente a la producción de una respuesta correcta, se incluyeron en los análisis ensayos en los que los observadores informaron correctamente de que no se había producido un cambio (ensayos NCC). Esto permitió también explorar la posible existencia de una detección implícita de cambios comparando los ensayos CC y NCC, equivalentes con respecto a la experiencia del sujeto de que no se había producido un cambio pero diferentes en cuanto a la presencia física del mismo.

Las ventanas de TF escogidas para los análisis fueron seleccionadas en base a las figuras de distribuciones *bootstrap* empleadas previamente para determinar la activación con respecto a línea base con de las medidas ERSP (Digiacomo, Marco-Pallarés, Flores, & Gómez, 2008). Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas en cada ventana de TF (Kiebel, Tallon-Baudry, & Friston, 2005) con los factores ‘condición’ (DC, CC, NCC) y ‘electrodo’ (fronto-central incluyendo F3/4, Fz, FC3/4 y FCz, fronto-parietal incluyendo F3/4, Fz, FC3/4, FCz, P3/4 y Pz, y parieto-occipital incluyendo PO7/8, O1/2, y Oz) Estos análisis incluyeron los ensayos de todos los sujetos en las tres condiciones. Los valores p se calcularon empleando la corrección Greenhouse-Geisser cuando fue necesario. Todas las comparaciones fueron corregidas mediante el test Bonferroni para comparaciones múltiples.

2.7. Obtención y análisis de PE.

Para la obtención de los PE, se segmentó el EEG corregido de artefactos mediante ICA (ver apartado 2.5 en esta misma sección) en épocas de 1900 ms, desde los -100 ms respecto a S1 hasta 1000 ms posteriores a la presentación de S2. Los segmentos obtenidos se filtraron digitalmente con un filtro FIR, (*finite impulse response*) (Cook & Miller, 1992) de paso de bajos de 20 Hz. Posteriormente, se promediaron los segmentos de EEG filtrados para cada una de las condiciones por separado (DC, CC y NCC). En los trazados PE resultantes, las diferencias entre condiciones fueron analizadas comparando mediante ANOVA de medidas repetidas los valores de amplitud media (Picton, Bentin, Berg, Donchin, Hillyard, & Johnson, 2000) en las ventanas de tiempo comprendidas entre 90 y 130 ms (componente P1) y entre 160 y 200 ms (componente N1), ambas con respecto a la presentación de S1, y entre 480 y 800 ms respecto de la presentación de S2 (componente P3) en localizaciones de

Experimento 1

electrodos adyacentes. Para los componentes P1 y N1 con respecto a S1, se emplearon los factores ‘condición’ (CD, CC, NCC), ‘hemisferio’ (izquierdo, derecho) y ‘electrodo’ (O1/O2, P07/P08). Para el componente P3 respecto a S2, se emplearon los factores ‘condición’ (CD, CC, NCC), ‘electrodo’ (occipital, parieto-occipital, parietal) y ‘región’ (derecha, izquierda, línea media). Al igual que para los datos TF, se empleó la corrección de Greenhouse-Geisser para datos no esféricos y se aplicó el ajuste de Bonferroni a todas las comparaciones múltiples. Se aceptó un nivel crítico de $p \leq 0.05$ como estadísticamente significativo.

3. Resultados.

3.1. Resultados conductuales.

En general, la tarea fue efectiva a la hora de conseguir una proporción adecuada de ensayos en los que los cambios no fueron detectados (tasa CC, 32.39%), mientras que las falsas alarmas fueron relativamente raras (17.07%). Estos resultados permitieron contar para cada condición de interés (DC, CC, NCC) con un número de ensayos suficiente para realizar los análisis de TF y hacer comparaciones entre condiciones. Como se ha señalado antes, la condición FA no fue incluida en los análisis porque el número de ensayos disponible fue demasiado reducido.

Como se puede ver en los datos conductuales presentados en la Tabla 1, separar los ensayos en cada condición en virtud del grado de confianza, habría llevado a una excesiva fragmentación de los datos, de modo que de haber considerado únicamente los ensayos con alta confianza en la respuesta, como se había planteado en los objetivos del estudio, ninguna de las condiciones, y especialmente CC, habría tenido un promedio de ensayos suficiente para obtener una razón señal-ruido aceptable en

los análisis de PE y TF. Como alternativa, se planteó ‘colapsar’ en cada condición los ensayos de confianza alta y media-alta pero, como se puede deducir de la Tabla 1, esta opción no resultó suficiente. Finalmente se consideró la posibilidad de seleccionar un subgrupo de sujetos que presentase un número suficiente de ensayos con confianza alta/media-alta en cada condición. Este grupo comprendía 12 sujetos válidos para la condición DC, 13 para la condición NCC y sólo 5 para la condición CC. Sólo estos últimos 5 sujetos disponían de un número suficiente de ensayos en todas las condiciones.

Tabla 1. Promedio de ensayos disponibles con y sin cambio (segunda columna), para cada condición experimental (cuarta columna) en relación al grado de confianza en sus respuestas indicado por los participantes (sexta columna). En esta última columna se indica entre paréntesis el rango en el que se movieron los valores empleados para obtener el promedio correspondiente. Se trata de datos conductuales obtenidos sobre datos sin procesar, es decir, antes del rechazo de épocas con artefactos.

Tipo de ensayo	Total ensayos	Condición	Promedio (ensayos)	Confianza	Promedio (rango)
cambio	320	Detección de cambio (DC)	216.33	Alta	63.14 (1-152)
				Media-Alta	29.62 (5-61)
				Media-Baja	57.19 (4-103)
				Baja	66.38 (2-188)
		Ceguera al cambio (CC)	103.66	Alta	17.47 (0-88)
				Media-Alta	28.90 (4-93)
				Media-Baja	30.43 (2-91)
				Baja	26.86 (0-100)
No-cambio	320	Respuesta correcta (NCC)	265.38	Alta	58.51 (1-178)
				Media-Alta	66 (2-166)
				Media-Baja	55.57 (7-110)
				Baja	77 (0-195)
		Falsa alarma (FA)	54.63	Alta	12 (2-43)
				Media-Alta	12.95 (0-48)
				Media-Baja	18.52 (4-61)
				Baja	13.24 (1-30)

Por otra parte, los datos presentados en la Tabla 2, muestran que, mientras los niveles de ejecución conductual fueron homogéneos entre sujetos, no ocurrió lo mismo al considerar los grados de confianza en las respuestas. Así, las tasas generales, sin considerar la seguridad de respuesta, de DC, CC, NCC y FA mostraron desviaciones

Experimento 1

típicas pequeñas (tercera columna), mientras que esas mismas desviaciones fueron mucho mayores al tener en cuenta el grado de seguridad (quinta columna).

Los resultados de los ANOVA realizados sobre los datos de confianza en la respuesta confirmaron que no hubo ni efectos principales significativos del factor ‘confianza’ ($F(3,60) = 0.85, p=0.47$) ni interacciones significativas entre los factores ‘cambio’ y ‘confianza’ ($F(3,60) = 0.80, p=0.50$) o ‘respuesta’ y ‘confianza’ ($F(3,60) = 1.90, p=0.10$).

Tabla 2. Promedios generales de las tasas de DC, CC, NCC y FA (tercera columna). Promedios de esas mismas tasas desglosados según el grado de confianza en la respuesta (quinta columna).

	Condición	Promedio (SD)	Grado de confianza	Promedio (SD)
cambio	Detección de cambio (DC)	67.6% (± 3.32)	Alta + Media-Alta	43.27% (± 27.61)
			Alta	29.52% (± 24.22)
			Media-Alta	13.75% (± 7.07)
			Baja + Media-Baja	56.73% (± 27.61)
			Media-Baja	26.59% (± 14.50)
			Baja	30.14% (± 27.1)
	Ceguera al cambio (CC)	32.4% (± 3.32)	Alta + Media-Alta	43.78% (± 30.62)
			Alta	16.73 % (± 21.18)
			Media-Alta	27.05 % (± 21.64)
			Baja + Media-Baja	56.22 % (± 30.62)
			Media-Baja	31.09 % (± 24.35)
			Baja	25.13 % (± 25.05)
No-cambio	Respuesta correcta (NCC)	82.93% (± 6.58)	Alta + Media-Alta	46.69% (± 30.32)
			Alta	21.75 % (± 21.17)
			Media-Alta	24.94 % (± 17.35)
			Baja + Media-Baja	53.31 % (± 30.32)
			Media-Baja	22.54 % (± 12.27)
			Baja	30.77 % (± 28.12)
	Falsa Alarma (FA)	17.07% (± 6.58)	Alta + Media-Alta	43.26 % (± 24.51)
			Alta	20.93 % (± 15.05)
			Media-Alta	22.33 % (± 16.92)
			Baja + Media-Baja	56.74 % (± 24.51)
			Media-Baja	31.17 % (± 18.74)
			Baja	25.57 % (± 20.57)

Teniendo en cuenta la ausencia de diferencias en relación con los posibles efectos del nivel de confianza al responder, y dado que se separaron los ensayos para cada condición

en relación al grado de confianza llevaría a una fragmentación excesiva de los datos, los grados de confianza no fueron incluidos como factor en los análisis de TF y de PE.

3.2. Resultados del análisis de TF.

La Figura 4 muestra el espectro de TF promediado entre sujetos en los electrodos de línea media Fz, Cz, Pz y Oz para las tres condiciones estudiadas (DC, CC, NCC). Los grandes promedios de los PE se muestran bajo los gráficos de TF correspondientes a las posiciones Fz y Oz.

La representación de la potencia de TF promediada en ensayo único mostró la existencia de un incremento transitorio de potencia ampliamente distribuido en el pericráneo en la banda theta (3-8 Hz) en respuesta tanto a la presentación de S1 (≈ 50 ms a 375 ms post-S1) como a la de S2 (≈ 50 ms a 375 ms post-S2). También en respuesta a la presentación de cada imagen, los resultados mostraron supresiones de potencia en las bandas alfa y beta (8-20 Hz, ≈ 150 ms a 500 ms post-S1; 8-20 Hz, ≈ 150 ms a 500 ms post-S2). Finalmente, se observó un incremento de potencia más sostenido en la banda theta (3-8 Hz), comenzando aproximadamente 300 ms después de la presentación de S2 y perdurando hasta el fin de la época analizada. Todos estos componentes oscilatorios se observaron en todas las condiciones.

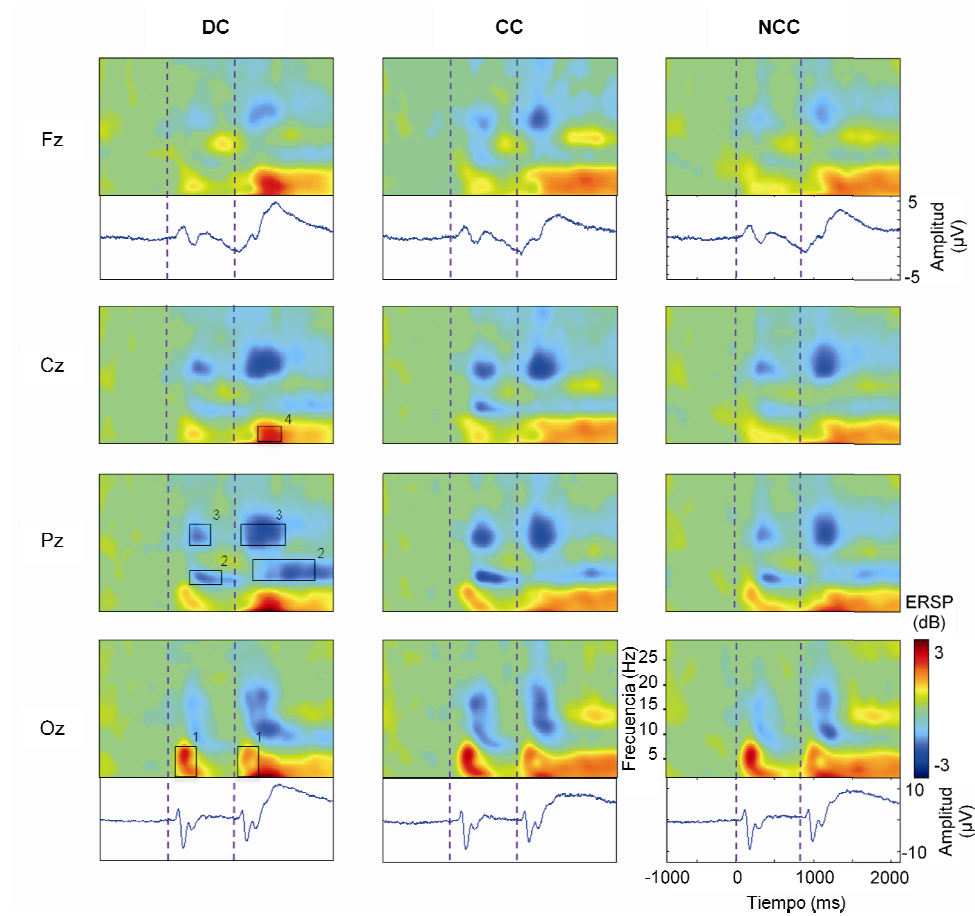


FIGURA 4. Análisis TF en un rango de frecuencias de 2 a 30 Hz sobre los electrodos de línea media Fz, Cz, Pz y Oz, promediados entre sujetos. Los resultados están corregidos respecto a la línea base (-1500 a 0 ms), dando lugar a decrementos o incrementos con respecto a la línea base (áreas coloreadas en azul y en rojo). Existe un componente theta transitorio (3-8 Hz), de mayor potencia en Oz, que sigue tanto a la presentación de S1 (50-375 ms post-S1) como a S2 (50-375 ms post-S2) (1). Existe también una supresión de potencia en las bandas alpha (8-15 Hz) (2) y beta inferior (15-20 Hz) (3) siguiendo a la presentación de ambos estímulos. Estas reducciones son transitorias en la banda beta (150-500 ms post- S1, 150-500 ms post-S2) en todas las localizaciones, pero son más sostenidas en la banda alpha, especialmente en localizaciones centrales y parietales. Finalmente, se puede ver un incremento sostenido de potencia en la banda theta, que se inicia 300 ms después de la presentación de S2 y dura hasta el final de la época (4). Los trazados de PE correspondientes a las localizaciones Fz y Oz se representan bajo sus respectivas imágenes TF.

Los ANOVA de medidas repetidas ejecutados en las ventanas de TF mostraron que los ensayos de CC comenzaron a diferir de los correspondientes a las condiciones DC y NCC ya unos pocos cientos de milisegundos tras la presentación de S1, es decir, antes incluso de la ocurrencia de un cambio (ver Figura 5). Primero, se encontró en la banda theta (3-5 Hz) y sobre localizaciones posteriores un efecto principal altamente

significativo del factor 'condición' en dos ventanas de tiempo consecutivas (ver Tabla 3). Este efecto se debió a un incremento de potencia más pronunciado en los ensayos CC en comparación a los ensayos DC y NCC (ver Tabla 3 para los valores de las comparaciones post-hoc Bonferroni). No se observaron diferencias entre estas dos últimas condiciones (Tabla 3).

TABLA 3. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas (condición * electrodo) realizados sobre los datos TF mostrando el efecto principal del factor 'condición' sobre la actividad theta pre-cambio, alpha pre-cambio, theta post-cambio y beta post-cambio. La tabla muestra los valores de F y p para el efecto principal del factor 'condición' (tercera y cuarta columnas), Los electrodos incluidos en el análisis y las bandas de frecuencia (primera columna), las ventanas temporales (segunda columna) en las que estos efectos fueron significativos y los valores p con corrección post-hoc de Bonferroni para comparaciones múltiples (quinta y sexta columnas).

		Efecto principal de 'condición'		Ajuste post-hoc Bonferroni	
Theta pre-cambio		F (2,40)	Valor p	ERSP (CC) > ERSP (DC)	ERSP (CC) > ERSP (NCC)
P07, P08, O1, Oz, O2 (3 - 5 Hz)	180- 242 ms post-S1	11.51	p < 0.001	p < 0.003	p < 0.028
	242- 304 ms post-S1	7.56	p < 0.002	p < 0.013	p < 0.013
Alpha pre-cambio		F (2,40)	Valor p	ERSP (CC) < ERSP (DC)	ERSP (CC) < ERSP (NCC)
F3/4, Fz, C3/4, Cz, P3/4, Pz (13 - 15 Hz)	304 - 366 ms post-S1	7.87	p < 0.005	p < 0.004	p < 0.017
	366 - 428 ms post-S1	9.64	p < 0.003	p < 0.003	p < 0.004
	428 - 490 ms post-S1	6.12	p < 0.014	p < 0.033	p < 0.016
Theta post-cambio		F (2,40)	Valor p	ERSP (DC) > ERSP (CC)	ERSP (DC) > ERSP (NCC)
F3/4, Fz, C3/4, Cz, P3/4, Pz (3 - 5 Hz)	304 - 366 ms post-S2	13.04	p < 0.001	p < 0.001	p < 0.003
	366 - 428 ms post-S2	19.75	p < 0.001	p < 0.001	p < 0.002
	428 - 490 ms post-S2	15.37	p < 0.001	p < 0.001	p < 0.006
	490 - 552 ms post-S2	10.44	p < 0.001	p < 0.001	p < 0.023
	552 - 614 ms post-S2	6.48	p < 0.004	p < 0.003	p < 0.05
Beta post-cambio		F (2,40)	Valor p	ERSP (NCC) < ERSP (DC)	ERSP (NCC) < ERSP (CC)
F3/4, Fz, FC3/4, FCz (15 - 17 Hz)	118-180 ms post-S2	5.38	p < 0.034	p < 0.049	p < 0.025

En segundo lugar, se encontró un efecto altamente significativo también en la banda alfa (13-15 Hz) sobre localizaciones frontales, centrales y parietales en tres ventanas de tiempo consecutivas (ver Tabla 3) debidas a una supresión de potencia más

Experimento 1

pronunciada en ensayos CC en comparación a DC y NCC. Una vez más, no se encontraron diferencias significativas entre DC y NCC.

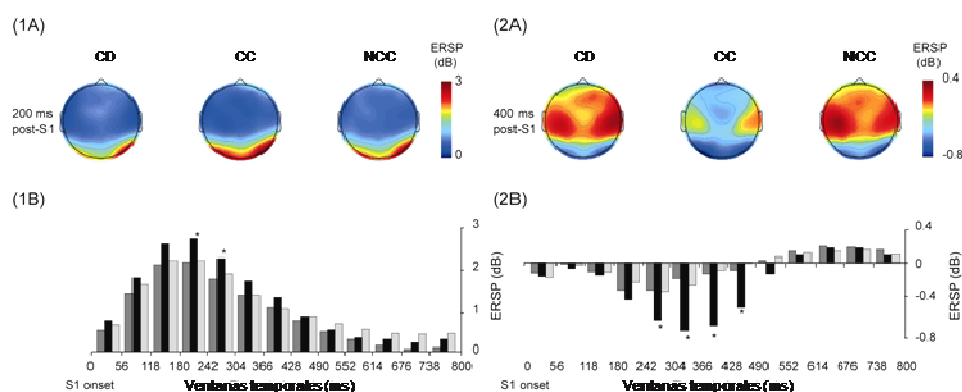


FIGURA 5. Ilustración de las diferencias encontradas en los efectos pre-cambio en las bandas theta y alpha. (1A) Los mapas topográficos a los 200 ms post-S1 promediados entre ensayos en un rango de frecuencia entre 3-5 Hz, muestran la distribución posterior del componente theta transitorio, mayor en la condición de ceguera al cambio. (1B) Medias marginales estimadas de potencia en el cluster de electrodos parieto-occipital (PO7, PO8, O1, Oz, O2), en el mismo rango de frecuencia, en las ventanas de tiempo que siguen a la presentación de S1. Los asteriscos indican las ventanas en las que la potencia resultó ser significativamente mayor en la condición de CC (barras negras) que en la de detección de cambios (barras grises oscuras) y no-cambio (barras grises claras). (2A) Mapas topográficos de energía TF a los 400 ms post-S1, promediados entre ensayos en un rango de frecuencia entre 13 y 15 Hz. Estos mapas muestran la distribución fronto-parietal del componente alpha transitorio, mayor en la condición de ceguera al cambio. (2B) Medias marginales estimadas de potencia en el cluster de electrodos fronto-parietal (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) en el mismo rango de frecuencia en las ventanas de tiempo analizadas tras la presentación de S1. Los asteriscos indican las ventanas de tiempo en las que la potencia fue significativamente mayor en la condición de CC (barras negras) que en las de detección de cambios (barras grises oscuras) y no-cambio (barras grises claras).

La presentación de S2 fue seguida por más diferencias significativas entre condiciones. Se encontró un efecto altamente significativo del factor 'condición' en la banda theta (3-5 Hz) sobre localizaciones frontales, centrales y parietales en cinco ventanas de tiempo consecutivas post-S2, como muestra la Tabla 1. Este efecto se debió a un incremento de potencia más pronunciado en los ensayos DC en comparación a CC y NCC (ver Figura 6 y Tabla 3). Estas últimas condiciones no presentaron diferencias significativas entre sí.

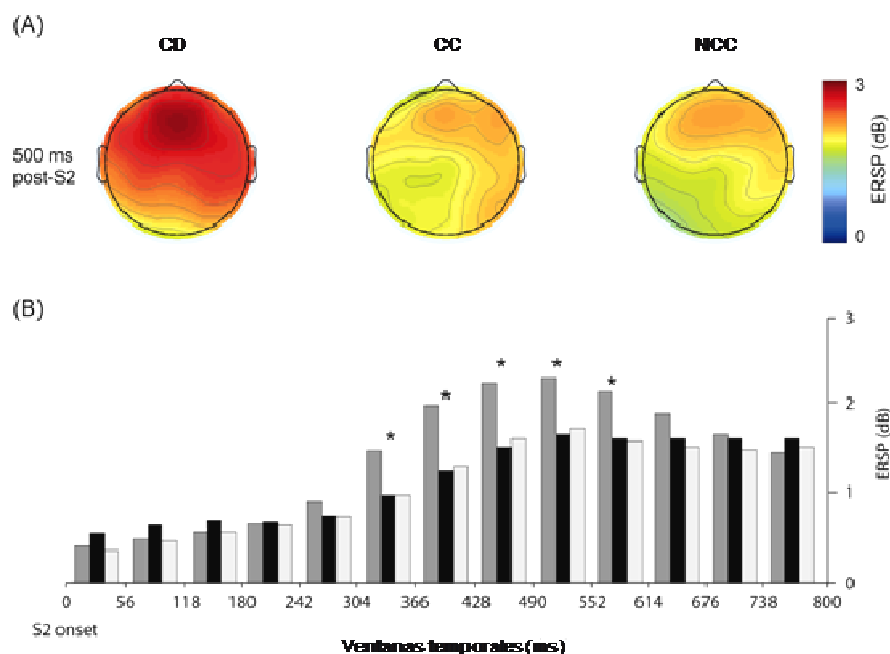


FIGURA 6. Ilustración de las diferencias encontradas en el efecto de theta post-cambio. (A) Mapas topográficos a los 500 ms post-S2 promediados entre ensayos en el rango de frecuencia de 3-5 Hz. Estos mapas muestran la distribución del componente theta sostenido, mayor en la condición de detección de cambios. (B) Medias marginales estimadas de potencia en el cluster de electrodos fronto-parietal (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) en el mismo rango de frecuencia en las ventanas temporales analizadas tras la presentación de S2. Los asteriscos indican las ventanas de tiempo en las que la potencia fue significativamente mayor en la condición de detección de cambios (barras grises oscuras) que en las de CC (barras negras) y no-cambio (barras gris claro).

Por último, los ensayos que contenían un cambio, tanto si dicho cambio fue detectado como si no, mostraron un mayor descenso de potencia en respuesta a S2 en localizaciones frontales que los ensayos sin cambio (ver Figura 7). Esto se tradujo en un efecto temprano (118-180 ms) del factor ‘condición’ en una ventana de frecuencia entre 15 y 17 Hz en localizaciones frontales y fronto-centrales debido a un descenso de potencia más pronunciado en ensayos DC y CC que en ensayos NCC, como indica la Tabla 3. Los análisis post-hoc no revelaron diferencias entre DC y CC.

Experimento 1

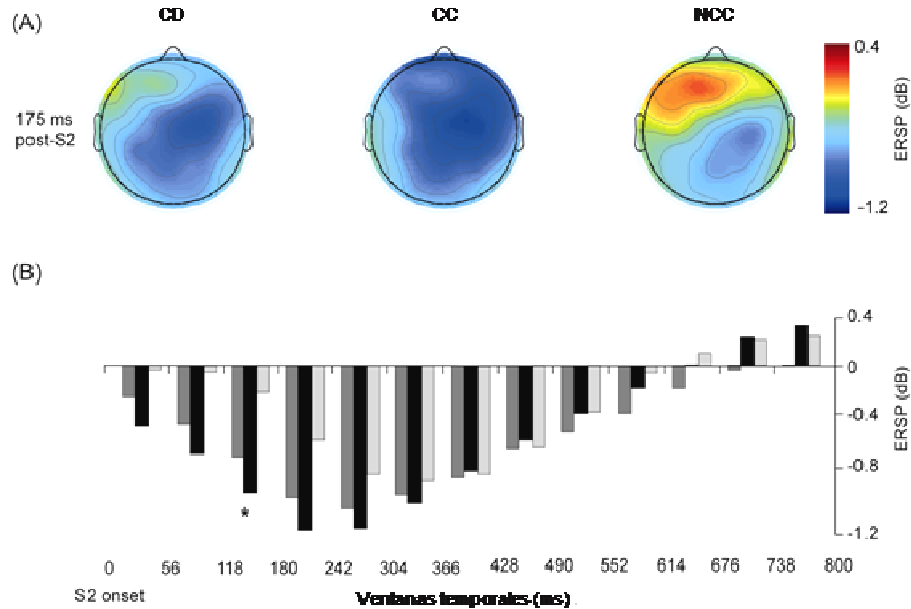


FIGURA 7. Ilustración de las diferencias encontradas en el efecto post-cambio en la banda beta. (A) Los mapas topográficos a una latencia de 175 ms post-S2 promediados entre ensayos en un rango de 15-17 Hz muestran la distribución anterior de este componente, mayor en las condiciones de detección de cambios y CC. (B) Medias marginales estimadas de potencia en el cluster de electrodos frontal (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) en el mismo rango de frecuencia en las ventanas analizadas tras la presentación de S2. Los asteriscos indican las ventanas temporales en las que la supresión de potencia fue significativamente mayor en las condiciones de detección de cambios (barras grises oscuras) y CC (barras negras) que en las de no-cambio (barras grises claras).

3.3. Resultados del análisis de PE.

Los PE visuales en respuesta a S1 se mostraron dominados por una deflexión positiva (P1, ~120 ms) y otra negativa (N1, ~ 180 ms), ambas prominentes en electrodos occipitales y parieto-occipitales. Se observaron componentes similares en respuesta a S2, en este caso seguidos por una gran positividad adicional (P3, 500-800 ms), máxima en localizaciones parieto-occipitales.

3.3.1. Resultados ante S1.

Los análisis de P1 no revelaron ningún efecto principal o interacción significativa que implicase al factor 'condición' $F(2,40)=2.864$, $p = 0.15$. Por tanto, la amplitud de P1 no difirió entre condiciones en localizaciones posteriores (valores medios colapsados entre los cuatro electrodos: DC = 2.346 μV , CC = 2.106 μV , NCC = 2.333 μV). Tampoco se encontraron diferencias entre condiciones en la amplitud media del componente N1 $F(2,40)=3.175$, $p=0.78$ (valores medios colapsados entre los cuatro electrodos: DC = -6.219 μV , CC = -6.465 μV , NCC = -6.215 μV).

3.3.2. Resultados ante S2.

Los análisis revelaron un efecto significativo del factor 'condición' ($F(2,40) = 15.383$, $p = .001$) que indicó que la amplitud del componente P3 fue mayor en la condición DC que en CC (Bonferroni, $p = 0.001$) y NCC (Bonferroni, $p = 0.005$) (valores medios colapsados entre los doce electrodos: DC= 11.41 μV , CC = 8.169 μV , NCC = 9.411 μV). Las comparaciones corregidas mediante Bonferroni revelaron que la amplitud de P3 no difirió entre CC y NCC ($p = .06$) (ver Figura 8). Se observaron diferencias en latencias similares del componente P3 en localizaciones centrales y frontales. Los ANOVA realizados con 'condición' (DC, CC, NCC), 'electrodo' (frontal, fronto-central, central) y 'región' (izquierda, derecha, línea media) revelaron un efecto significativo del factor 'condición' ($F(2,40) = 9.94$ $p = .001$) que mostró que las amplitudes de este componente fueron mayores en DC que en CC (Bonferroni, $p = 0.005$; valores colapsados entre los doce electrodos: DC = 6.601 μV , CC = 4.225 μV , NCC = 5.223 μV). Las comparaciones post-hoc mediante ajuste Bonferroni no revelaron diferencias significativas entre CD y NCC ($p = .070$) ni entre CC y NCC ($p = .056$).

Experimento 1

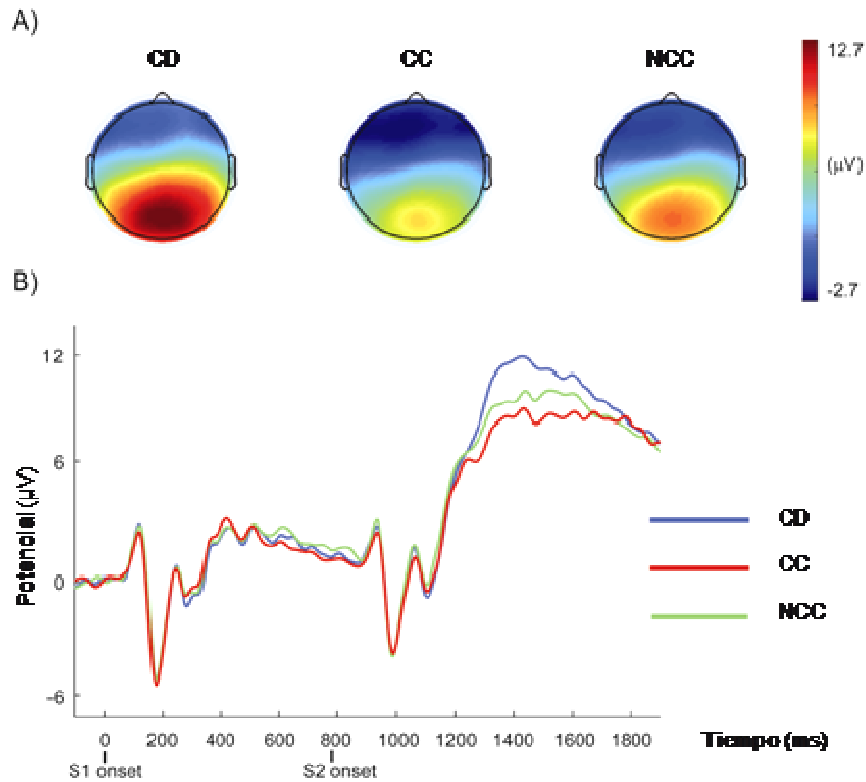


FIGURA 8. (B) Trazado del gran promedio de los PE en la localización Pz en las condiciones de detección de cambios, ceguera al cambio y no-cambio. Los análisis revelaron que la amplitud del componente P3 post-S2 fue significativamente mayor en la condición DC que en las CC y NCC. No se encontraron diferencias entre estas últimas condiciones. (A) Los mapas topográficos muestran la distribución topográfica del promedio de potencial en una latencia de 1300 ms (500 ms post-S2) en cada condición.

IV. EXPERIMENTO 2.

1. Introducción.

Con el objetivo de establecer el efecto que la cantidad de recursos de procesamiento aplicados en la tarea podría tener sobre las diferencias entre condiciones en los incrementos de la potencia de theta ante la imagen previa al cambio obtenidos en el Experimento 1 (objetivo 6 de la presente Tesis Doctoral), se realizó un segundo experimento en el que se incluyeron dos condiciones diferentes de carga en MO al tiempo que se controló la atención de los observadores por medio de pistas endógenas. La literatura científica ha relacionado sistemáticamente los incrementos de potencia en esta banda de frecuencias con la aplicación de mayores recursos de procesamiento a la tarea ejecutada, tanto de memoria (Bastiaansen, Posthuma, Groot, & De Geus, 2002; Jensen & Tesche, 2002), como de atención (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992; Green & McDonald, 2008). En el Experimento 1, los análisis estadísticos mostraron que este incremento era más pronunciado en los ensayos de CC que en las otras condiciones experimentales lo que significaría que, paradójicamente, los participantes estarían aplicando mayores recursos de procesamiento a aquellos ensayos en los que su ejecución sería peor. Dado que la actividad en la banda theta ha sido asociada por lo general a procesos de MO, se decidió realizar un pequeño experimento de control, con una tarea similar a la del primer experimento, manipulando la cantidad de elementos que los observadores debían codificar en su MO. En concreto, se establecieron dos niveles de carga y se planteó la hipótesis de que los incrementos en theta serían más pronunciados en la condición en la que los sujetos debían memorizar más elementos. Con el propósito de

Experimento 2

controlar la posibilidad de que hubiese diferencias entre sujetos o incluso entre ensayos en el modo en el que se desplegaba la atención sobre la escena (distribuyéndola a lo largo de ella o enfocándola en algún sector en particular) que pudiesen jugar algún papel en los efectos observados, se incluyeron pistas endógenas al inicio de cada ensayo que invitaban a los sujetos a buscar un cambio únicamente en uno de sus hemisferios visuales y, por tanto, a enfocar su atención sobre él.

2. Método.

2.1. Participantes.

Diez voluntarios sanos, todos diestros, dieron su consentimiento informado por escrito para participar en el experimento y recibieron una compensación económica por su participación. Dos de estos sujetos fueron descartados por no poder ser posible obtener a partir de sus registros una razón señal-ruido aceptable. Así, ocho participantes, tres de ellos hombres, (24.7 ± 4.9 años, 22-36) formaron parte de la muestra definitiva. Ninguno de los participantes presentaba historia de trastornos neurológicos y/o psiquiátricos y todos ellos tenían una visión normal o adecuadamente corregida.

2.2. Estímulos y procedimiento.

Los registros se realizaron en una sala eléctricamente aislada, con sonido atenuado y tenuemente iluminada. Para realizar el experimento, los participantes se sentaron en un sillón a una distancia de 100 cm de un monitor CRT de 21 pulgadas (1024 x 768 a 100 Hz) con un dispositivo de respuesta situado en una plataforma bajo sus manos. Los estímulos consistieron en imágenes que contenían una serie de enrejados

sinusoidales de 2.6 ciclos por grado (tamaño aparente, 1° de ángulo visual; contraste, 25%; luminancia, 3.5 cd/m^2), cada uno de ellos orientado horizontal o verticalmente y presentados sobre un fondo gris (luminancia de 2.85 cd/m^2) a una distancia de 5° desde un punto de fijación central (tamaño, $0.5^\circ \times 0.5^\circ$).

Se empleó, al igual que en el primer experimento, un paradigma *one-shot* de detección de cambios (Phillips, 1974). Sin embargo, el diseño de la tarea presentaba algunas diferencias. En primer lugar, cada ensayo comenzaba con la presentación, 800 ms antes de la aparición de la escena pre-cambio (S1), de una pista endógena (una flecha central de 200 ms de duración), señalando hacia uno de los hemisferios visuales (derecho o izquierdo). A continuación, al igual que en el primer experimento, se presentaban las dos escenas (S1, S2) sucesivamente durante 133 ms cada una, separadas por un intervalo de 665 ms en el que únicamente el punto de fijación permanecía visible. En segundo lugar, se incluyeron dos condiciones diferentes, una en la que cada escena contenía cuatro elementos (condición de 4-elementos) y otra en la que las imágenes contenían ocho elementos (condición de 8-elementos). En cada ensayo, la mitad de los enrejados era presentado en el hemisferio derecho y la otra mitad en el hemisferio izquierdo. Finalmente, dado que en el primer experimento la escala de confianza en la respuesta no proporcionó ninguna información útil, decidimos no incluirla en este caso (ver Figura 9).

El experimento incluyó 30 bloques de 32 ensayos cada uno en la condición de 8-elementos y 20 bloques de 32 elementos en la condición de 4-elementos. En la mitad de los ensayos de cada bloque (16), ambas imágenes fueron idénticas (ensayos sin cambio). En los otros 16, alguno de los cuatro enrejados fue sustituido por otro que presentaba una rotación de 90° respecto del original, mientras que los otros tres

Experimento 2

enrejados permanecían idénticos (ensayos con cambio). Los cambios en cualquier elemento ocurrieron en un orden aleatorio y con igual probabilidad. Del mismo modo, se mezclaron al azar ensayos con y sin cambio. La presentación de estímulos y el registro de respuestas conductuales se realizó empleando el software Presentation®.

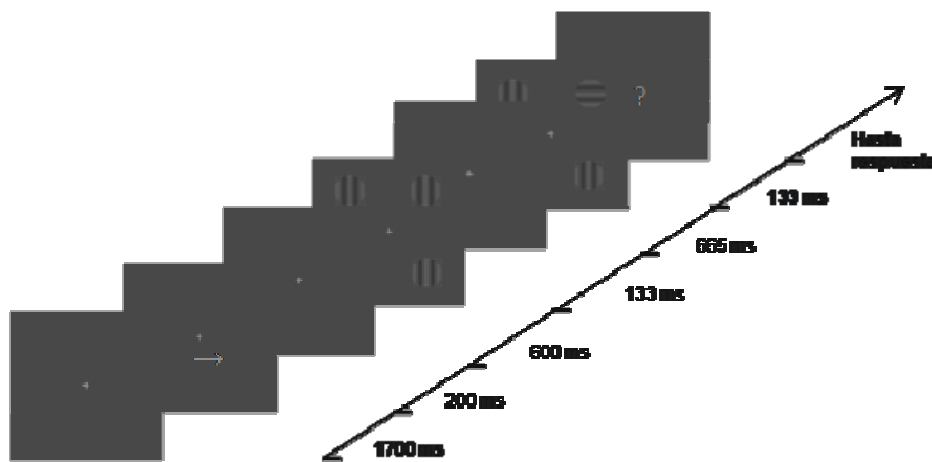


FIGURA 9. Representación esquemática de un ensayo en el Experimento 2. Cada ensayo comenzó con la presentación de una pantalla con un punto de fijación central durante 1700 ms. Transcurrido ese tiempo, se presentó una pista endógena durante 200 ms indicando a los sujetos en cuál de sus hemisferios visuales debían buscar un cambio. Tras la desaparición de la pista, de nuevo se presentó una pantalla con un punto de fijación durante 600 ms, y a continuación una secuencia de dos imágenes (133 ms) separadas por un breve intervalo (665 ms). La segunda imagen podía ser idéntica a la primera o presentar un cambio (una rotación de 90°) en alguno de sus elementos. Este ejemplo muestra un cambio en el elemento superior derecho en la condición de 4-elementos (había una segunda condición con 8-elementos) Tras la desaparición de la segunda imagen, un signo de interrogación en el centro de la pantalla indicaba a los sujetos que debían emitir una respuesta sobre la ocurrencia o no de un cambio. Tras dar esa respuesta, 2000 ms después, comenzó el siguiente ensayo.

La tarea de los participantes consistió en mantener en todo momento su mirada en el centro de la pantalla e informar de si habían percibido un cambio o no entre ambas imágenes en el hemisferio visual señalado por la flecha central. Para indicar su respuesta debían presionar un botón con su mano derecha o izquierda al final de cada ensayo, cuando aparecía en el centro de la pantalla un signo de interrogación. Esto dio lugar, al igual que en el experimento original, a cuatro posibles condiciones: detección

correcta de un cambio (DC), ceguera al cambio (CC), no-cambio correctamente identificado (NCC) y respuesta incorrecta ante un no-cambio (falsa alarma, FA). La asignación de los botones de respuesta se contrabalanceó entre sujetos. El intervalo entre ensayos fue de 2000 ms.

Antes de llevar a cabo la tarea con el registro simultáneo de EEG, los sujetos realizaron algunos ensayos de prueba para comprobar si habían comprendido la tarea correctamente. Durante las sesiones de registro, y siempre entre los bloques de ensayos, se realizaron descansos breves a criterio de los participantes.

2.3. Registro electrofisiológico.

El registro de la actividad EEG se llevó a cabo empleando los mismos parámetros que en el experimento 1 (ver apartado 2.4. Experimento 1).

2.4. Análisis de la actividad oscilatoria.

Los datos de todas las condiciones fueron divididos en épocas de 5198 ms (desde -2500 ms hasta 2698 ms con respecto a la presentación de S1) para disponer de un período previo de línea base similar al empleado en el primer experimento (1500 ms), y luego unidos en un único conjunto de datos para cada sujeto. Antes de realizar el análisis de TF, se procedió a la eliminación de artefactos con el mismo método empleado en el Experimento 1 (ver apartado 2.5. Experimento 1).

A causa de que el porcentaje de CC resultó ser muy diferente entre las condiciones de ocho y los de cuatro elementos, sólo se incluyeron en los análisis de TF los ensayos de CD. Además, y por este mismo motivo, el número de ensayos de CD se ajustó entre ambas condiciones (ver sección siguiente). Los análisis de TF se realizaron empleando

Experimento 2

también el software EEGLAB. Los cambios espectrales en la actividad oscilatoria fueron analizados empleando una transformada *wavelet*. Los análisis de TF se realizaron empleando el mismo procedimiento que en el Experimento 1 (ver apartado 2.5. Experimento 1).

2.5. Análisis estadístico de la actividad oscilatoria.

Los análisis estadísticos fueron realizados sobre un intervalo temporal cuyo rango iba desde los 0 ms hasta los 1600 ms con respecto al instante de presentación de la primera imagen de cada secuencia (S1). Dicho intervalo fue dividido, por propósitos de análisis, en 26 ventanas temporales de igual longitud (60 ms). Tanto las ventanas elegidas como las combinaciones de electrodos fueron las mismas empleadas en el Experimento 1.

Debido a que el objetivo específico de este experimento fue el de comprobar el efecto que la carga en memoria de trabajo tenía sobre los resultados obtenidos en el experimento original, las ventanas de TF escogidas para los análisis fueron seleccionadas en base a los resultados obtenidos en el primer experimento. Por otra parte, dado que en esta ocasión se incluyeron en el análisis sólo los ensayos CD (ver la siguiente sección), los ANOVA de medidas repetidas realizados en cada ventana de TF incluyeron los factores 'condición' (8-elementos, 4-elementos) y 'electrodo' (fronto-parietal incluyendo F3/4, Fz, FC3/4, FCz, P3/4 y Pz, y parieto-occipital incluyendo PO7/8, O1/2, y Oz). Estos análisis incluyeron los ensayos de todos los sujetos en las dos condiciones. Los valores p se calcularon empleando la corrección Greenhouse-Geisser cuando fue necesario. Todas las comparaciones fueron corregidas mediante el test Bonferroni para comparaciones múltiples.

3. Resultados.

3.1. Resultados conductuales.

La ejecución de los participantes fue substancialmente más precisa en la condición de 4-elementos (tasa de CC en la condición de 4-elementos: 11.98%; tasa de CC en la condición de 8-elementos: 51.36%). Las tasas de FA fueron bajas (4-elementos: 1.69%; 8-elementos: 5.97%), lo que nos permitió establecer que los participantes atendieron correctamente a las instrucciones de la tarea. El reducido y esperado porcentaje de CC en la condición de 4-elementos nos impidió incluir esta clase de ensayos en los análisis posteriores. En consecuencia, las comparaciones estadísticas realizadas se restringieron a los ensayos CD. Esta misma diferencia entre los porcentajes de CC entre condiciones obligó a seleccionar, aleatoriamente, un subconjunto de épocas de la condición de 4-elementos para ajustar su número al disponible en la de 8-elementos, de modo que los posteriores análisis de TF y PE se realizaron finalmente sobre conjuntos de datos de aproximadamente 100 ensayos por condición para cada sujeto.

3.2. Resultados del análisis TF.

La Figura 10 muestra el espectro TF promediado entre sujetos sobre la localización Oz de los ensayos CD correspondientes a las condiciones de 4-elementos y de 8-elementos, junto con un mapa topográfico de la energía TF 200 ms después de la presentación de S1.

Las imágenes de TF muestran características similares a las observadas en el primer experimento, es decir, un incremento transitorio y ampliamente distribuido en la banda theta (3-8 Hz) tras la presentación tanto de S1 (50-375 ms post-S1) como de S2

Experimento 2

(50-375 ms post-S2) y supresiones de potencia en las bandas de alpha y beta baja (8-20 Hz, 150-500 ms post-S1; 8-20 Hz, 150-500 ms post-S2) distribuidas de un modo igualmente amplio sobre el cuero cabelludo, así como un incremento sostenido de potencia en la banda theta que comienza aproximadamente 300 ms después de la presentación de S2 y se extiende hasta el fin de la época. Todos estos componentes oscilatorios se observaron tanto en la condición de 4-elementos como en la de 8-elementos.

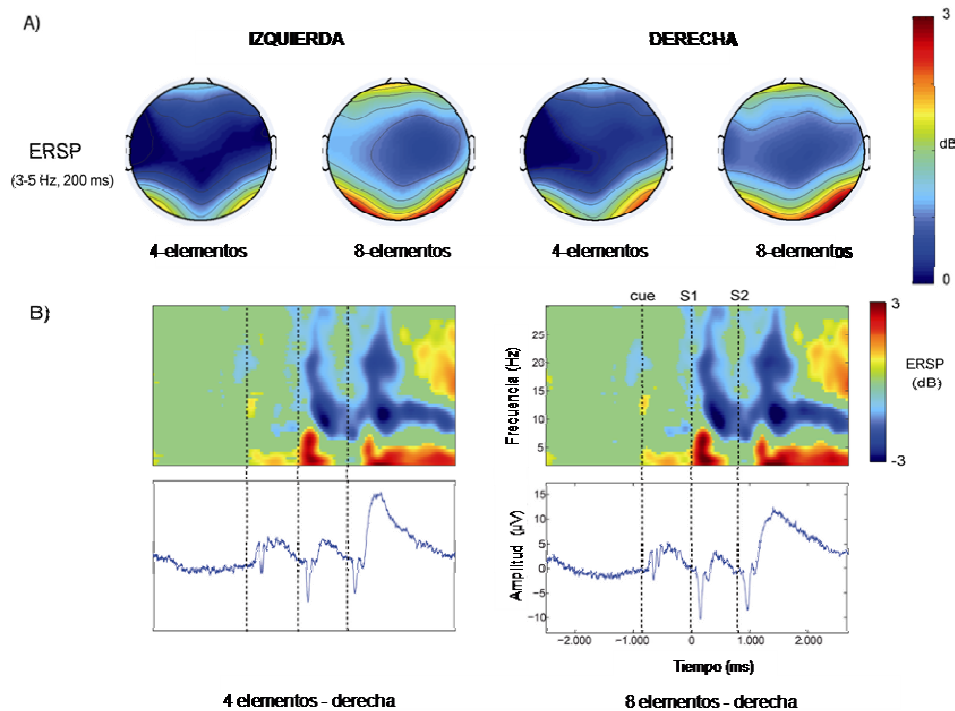


FIGURA 10. Resultados encontrados en el Experimento 2. (B) Gráficos de TF en un rango de latencias entre 2-30 Hz en el electrodo Oz, promediado entre sujetos, para cambios en el hemisferio derecho en las condiciones de 4-elementos y de 8-elementos. Los resultados están corregidos respecto a la línea base (-2500 a -1000 ms), dando lugar a valores negativos y positivos (áreas coloreadas de azul y rojo, respectivamente). Los análisis mostraron que la potencia del componente theta transitorio (3-8 Hz) que sigue a la presentación de S1 (50-375 ms post-S1) fue significativamente mayor en la condición de 8-elementos. (A) Los mapas topográficos muestran la energía TF a los 200 ms post-S1 promediados entre ensayos en un rango de frecuencias entre 3 y 5 Hz, indicando la distribución posterior del componente theta transitorio, mayor en la condición de 8-elementos tanto para cambios en el hemisferio izquierdo como para cambios en el derecho.

Los ANOVA mostraron un efecto principal significativo del factor 'condición' en la banda theta (3-5 Hz) sobre localizaciones posteriores (P07, P08, O1, Oz, O2) en varias ventanas temporales consecutivas, 130-192 ms ($F(1,7) = 28.841$, $p = .003$), 192-252 ms ($F(1,7) = 9.312$, $p = .001$) y 252-314 ms ($F(1,7) = 28.373$, $p = .003$) debido a un incremento de potencia más pronunciado en la condición de 8-elementos que en la de 4-elementos. Es importante señalar que estos rangos de tiempo y frecuencia coinciden con aquellos en los que se observaron diferencias entre los ensayos CC y los pertenecientes a las condiciones de CD y NCC en el primer experimento . No se observaron efectos significativos en ninguna otra banda de interés.

V. DISCUSIÓN.

Las personas pueden ser incapaces de detectar cambios en su medio visual incluso cuando dichos cambios son esperados y se buscan activamente. Se ha señalado de forma recurrente que este fenómeno de CC podría tener diferentes causas y afectar a diferentes estadios del procesamiento de una escena visual (para una revisión exhaustiva, ver Simons, 2000). Sin embargo, la mayoría de los estudios han restringido su interés a los procesos implicados una vez que el cambio ya ha ocurrido, y se sabe muy poco acerca de cómo la actividad que precede un cambio podría afectar al proceso de detección del mismo. El objetivo central del presente estudio fue arrojar un poco de luz sobre esta cuestión mediante el análisis de parámetros del EEG de tiempo-amplitud y de tiempo-frecuencia en una época que comprendiese el procesamiento tanto de la imagen pre- como el de la post-cambio. Los resultados indicaron que diferencias en la actividad oscilatoria electrocortical relacionada con el procesamiento de la escena previa al cambio podrían determinar si un cambio que está a punto de producirse será detectado o no. Estas diferencias son observables en las bandas theta y alpha del EEG. Además, se observó una actividad distintiva en la banda theta en relación a la detección consciente del cambio siguiendo a la presentación del mismo. Finalmente, se encontró alguna evidencia en la banda beta mostrando que los cambios podrían ser registrados en cierta medida incluso cuando los observadores informan no haberlos percibido.

1. Resultados conductuales.

Otro de los objetivos planteados en este estudio consistió en utilizar una escala Likert para tratar de seleccionar con mayor precisión los ensayos correspondientes a cada

condición experimental y así maximizar las posibles diferencias en los análisis de PE y TF. Por lo general, es difícil establecer en esta clase de tareas si los sujetos realmente no han percibido un cambio o si a pesar de haberlo percibido emiten una respuesta CC por algún otro motivo, como el no haberlo percibido con la suficiente intensidad o haber optado por adoptar un criterio de respuesta especialmente conservador. Por desgracia, la aplicación de esta escala no permitió obtener un número suficiente de ensayos con una confianza alta o al menos media-alta en la respuesta en todas las condiciones. Este hecho podría llevar a concluir que los sujetos no ejecutaron correctamente la tarea, o al menos que no tuvieron un control completo de lo que estaban haciendo, lo que podría sembrar dudas sobre la validez de los datos obtenidos en este experimento. Sin embargo, es importante resaltar aquí dos observaciones. En primer lugar, que como se ha expuesto en la sección de resultados la ejecución conductual no mostró diferencias significativas en función del grado de seguridad en la respuesta. Además, los resultados resumidos en la Tabla 2 parecen indicar que el grado de confianza de los sujetos en sus respuestas estuvo más determinado por diferencias individuales, relacionadas con la percepción subjetiva acerca de su ejecución, que por su grado de pericia real en la ejecución de la tarea. De hecho, tras revisar los datos conductuales sujeto a sujeto, se comprobó que algunos sujetos mostraban tasas muy altas de DC, y bajas de FA, a pesar de mostrar una baja confianza general en sus respuestas, mientras que otros mostraban un patrón completamente opuesto. Por tanto, el grado de confianza en las respuestas mostrado por el sujeto no parece ser un indicador fiable de una buena ejecución en la tarea. En segundo lugar, conviene señalar que dejando al margen el grado de confianza existen otros indicadores conductuales que apoyan la validez de los resultados del presente trabajo. Así, la tasa de CC, de un 32%, es similar a la obtenida en otros estudios de detección de

cambios, y la tasa de FA (17%) es igualmente adecuada a diversos resultados previos (Eimer & Mazza, 2005; Fernández-Duque & Thornton, 2000; Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Koivisto & Revonsuo, 2003; Turatto, Angrilli, Mazza, Umiltà, & Driver, 2002).

2. Actividad oscilatoria relacionada con la detección de cambios.

Tras la presentación de S2, es decir, una vez que se ha producido el cambio, la condición CD, en comparación con las condiciones CC y NCC, se asoció con un incremento de potencia más pronunciado sobre localizaciones frontales, centrales y parietales entre los 300 y 600 ms post-S2 en un rango de frecuencia entre 3 y 5 Hz. No se observaron diferencias entre ensayos CC y NCC. Este resultado coincide con estudios previos que vinculan la actividad theta en localizaciones anteriores con la orientación de la atención hacia un objetivo (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992).

Por otra parte, la topografía y latencia de esta actividad, junto con el hecho de que sea modulada por la detección de un cambio, la hacen consistente con la aparición del componente P3 de potenciales evocados observado aquí, el cual ha sido obtenido en estudios previos en asociación con la detección consciente de cambios en estímulos visuales (Eimer & Mazza, 2005; Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Koivisto & Revonsuo, 2003; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006). Asimismo, la presencia de actividad oscilatoria en la banda theta durante el desarrollo de P3 ya fue observada en diferentes estudios en el pasado (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992; Yordanova & Kolev, 1998). Las mayores amplitudes observadas en el componente P3 en los ensayos de detección de cambios en comparación a las observadas en las otras condiciones, y la falta de diferencias entre

NCC y CC han sido vinculadas a un efecto post-perceptivo, es decir, a estadios tardíos de evaluación consciente de un cambio, a la toma de una decisión o a procesos relacionados con actualización de memoria (Donchin & Coles, 1988; Polich & Kok, 1995). Finalmente, este resultado también es congruente con hallazgos obtenidos mediante iRMF que indican que la detección consciente de cambios visuales implica activaciones en una red fronto-parietal comúnmente asociada con la atención selectiva (Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001). El papel de esta actividad podría ser el de controlar el despliegue de atención hacia la localización de un cambio con el objetivo de permitir un mejor procesamiento del elemento que ha cambiado (Pessoa & Ungerleider, 2004).

3. Actividad oscilatoria relacionada con la ceguera al cambio (CC).

Las diferencias en la actividad oscilatoria en relación a la CC se hicieron patentes ya en los primeros 500 ms que siguieron a la presentación de la imagen pre-cambio (S1), en forma de un incremento de potencia transitorio en la banda theta (3-5 Hz) que se produjo entre los 120 y los 300 ms post-S1 sobre localizaciones parieto-occipitales y occipitales, seguido de un descenso de potencia en la banda alpha (13-15 Hz) en una ventana temporal entre 300 y 500 ms post-S1 sobre localizaciones frontales, centrales y parietales. Sin embargo, no se encontraron diferencias en ninguno de los componentes de PE en respuesta a la presentación de la imagen previa al cambio. Cabe recordar aquí que sólo dos estudios previos con PE habían encontrado alguna diferencia en este sentido, y que sus resultados no habían sido coincidentes, por lo que la ausencia de resultados en el presente experimento no debe resultar sorprendente.

Se han observado previamente incrementos tempranos de la actividad en theta en respuesta a la presentación de un estímulo (Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997;

Tesche & Karhu, 2000) que han sido relacionados con el procesamiento perceptivo del estímulo así como con procesos de memoria (Klimesch, 1996; Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997; Jensen & Tesche, Frontal teta activity in humans increases with memory load in a working memory task, 2002) y de atención (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992; Green & McDonald, 2008).

Los vínculos entre la actividad theta y la memoria de trabajo han sido establecidos por medio de estudios con EEG de alta resolución (Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997) y mediante análisis de coherencia (Sarnthein, Petsche, Rappelsberger, Shaw, & von Stein, 1998). De acuerdo a Klimesch (1996), las oscilaciones en la frecuencia theta sobre la corteza occipital estarían implicadas en el mantenimiento de la memoria operativa. De hecho, se ha informado de oscilaciones sobre localizaciones de la corteza occipital cuando los individuos deben mantener una serie de elementos en su memoria operativa durante un período de demora (Raghavachari, Kahana, Rizzuto, Caplan, Kirschen, & Bourgeois, 2001), y varios estudios han encontrado que incrementos generales en las demandas de memoria operativa son suficientes para incrementar la actividad theta (Jensen & Tesche, Frontal teta activity in humans increases with memory load in a working memory task, 2002; Tesche & Karhu, Theta oscillatons index human hippocampal activation during a working memory task, 2000).

Sin embargo, es bien sabido que existe un solapamiento funcional entre los mecanismos de la memoria de trabajo y los de la atención visual (Awh & Jonides, 2001). Aún más, algunos autores han establecido que los incrementos tempranos en la potencia de theta observados en tareas de memoria operativa no están relacionados principalmente con la codificación y/o recuperación, sino que más bien representan

Discusión

un correlato EEG de la focalización de la atención hacia un objetivo (Missonier, Deiber, Gold, Millet, Gex-Fabry Pun, & Fazio-Costa, 2006). En esta línea, existe alguna evidencia que muestra una fuerte actividad theta durante la realización de tareas que implican atención focalizada (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schumann, 1992). Otros autores, más recientemente, (Green & McDonald, 2008), han empleado un filtro espacial *beamformer* para reconstruir las bases anatómicas de oscilaciones de baja frecuencia, y han encontrado incrementos de potencia en theta en áreas posteriores durante los primeros 300 ms que siguen a la aparición de pistas que dirigen la atención, es decir, en relación al control voluntario de la atención.

Los resultados del segundo experimento muestran que los incrementos en theta en respuesta a la presentación de S1 están en esta tarea modulados por la carga en la memoria operativa, de modo que cuanto mayor son estas demandas más pronunciado es el incremento de potencia en dicha banda. Teniendo en cuenta el solapamiento funcional entre atención y memoria operativa, cabe pensar que el incremento en las demandas de memoria impondría también el reclutamiento de más recursos atencionales. Estos resultados apoyarían una interpretación de las modulaciones en la banda theta encontradas en el primer experimento según la cual los ensayos CC reciben paradójicamente más recursos de procesamiento (memoria operativa) que los ensayos CD y NCC.

Los resultados encontrados en la banda alpha apuntan en la misma dirección. Los efectos tempranos sobre la actividad theta fueron seguidos en el primer experimento por una supresión en la banda de alpha, más pronunciada en los ensayos CC. Esta supresión de potencia coincide con el curso temporal típico del descenso en la potencia de alfa en respuesta a un estímulo, que depende en gran medida del tipo de

tarea, la banda de frecuencia y el tipo de estimulación, pero que típicamente muestra una aparición comparativamente tardía alrededor de 200 ms después de la presentación de un estímulo y un pico alrededor de 350-650 ms (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007). El incremento en la potencia de theta seguido de un descenso en la potencia de alfa durante los estadios iniciales del procesamiento de información ha sido descrito previamente (Gruber, Klimesch, Sauseng, & Doppelmayr, 2005; Klimesch, Schack, Schabus, Doppelmayr, Gruber, & Sauseng, 2004). Se ha probado que ambas características del EEG son sensibles a variaciones en la cantidad de recursos implicados en la tarea.

En relación con lo anterior, se ha demostrado que la potencia en alpha está inversamente relacionada con la actividad mental y se ha empleado tradicionalmente como una medida indirecta de la activación cerebral. Según Pfurtscheller y Lopes da Silva (1999), la supresión de alpha (en términos de desincronización relacionada con la estimulación, del inglés *event-related desynchronization*, ERD) puede interpretarse como un correlato directo de la cantidad de actividad cortical implicada en el procesamiento de información sensorial o cognitiva (Pfurtscheller & Klimesch, 1990). Por tanto, a medida que se incrementa la demanda de recursos de procesamiento lo hace también el tamaño de la red neural implicada, lo que se trasladaría en una supresión de potencia mayor o más ampliamente distribuida (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999).

El sistema generador de alpha está vinculado a las redes talamocorticales responsables de la memoria operativa (Klimesch, 1997). Se ha demostrado que la supresión de potencia en alpha se incrementa con la carga en memoria operativa (Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997). Sin embargo, se ha demostrado también que el

sistema de memoria operativa incluye dos componentes (Smith & Jonides, 1999): un almacén a corto plazo, localizado en regiones cerebrales posteriores, y un componente de procesos ejecutivos relacionados con la atención, localizado en áreas anteriores, que operan sobre los contenidos de ese almacén. En la medida en que la supresión de alpha se observó sobre áreas frontales y centrales pero no posteriores, se puede suponer que incluso si los efectos de la supresión de alpha se debieron a diferencias en la carga en memoria operativa, el componente ejecutivo relacionado con la atención de la memoria operativa estaría también implicado. En este sentido, varios estudios con EEG han descrito dichas supresiones de alpha en respuesta a la presentación de un estímulo bajo condiciones de atención en las que la MO no está implicada (Fan, Byrne, Worden, Guise, & McCandliss, 2007). Estos resultados se han visto reforzados por trabajos con iRMF que correlacionan las modulaciones atencionales reflejadas por la supresión de potencia en alpha con modulaciones en la actividad de las cortezas frontal y parietal (Laufs, Kleinschmidt, Beyerle, Eger, Salek-Haddadi, & Preibisch, 2003), que son conocidas por ser áreas de modulación de la atención (Corbetta & Shulman, 2002). El efecto en la banda alpha ampliamente distribuido observado en el presente experimento sería congruente con dichos estudios, tanto por la ventana temporal en la que se produjo como por su distribución pericraneal, y podría interpretarse como un indicio de que los ensayos CC están recibiendo un reclutamiento más intenso de recursos de atención.

Teniendo en cuenta las evidencias que indican que tanto los incrementos de potencia en theta como la supresión de la misma en alpha están vinculados con un reclutamiento más pronunciado de recursos cognitivos, cabría esperar que cuanto más pronunciadas son estas modulaciones, más en detalle será codificada la imagen pre-cambio, y por tanto se alcanzaría una mejor ejecución en la tarea. Sin embargo,

esta predicción no se ha visto apoyada ni por los resultados conductuales ni por los electrofisiológicos, ya que estas modulaciones se asociaron en realidad con los ensayos CC (con una elevada significación estadística). Una posible explicación para esta paradoja podría ser que estas diferencias están relacionadas con la estrategia de codificación empleada por los observadores (Schmiedt, Meistrowitz, Schwendemann, Herrmann, & Basar-Eroglu, 2005). Dado que sólo es posible atender a un pequeño número de elementos simultáneamente (Pashler, 1988), y que a veces los tiempos de presentación son insuficientes para atender y codificar todos los elementos de una escena, la estrategia seleccionada por los observadores en una tarea de detección de cambios podría ser crítica para que se detecte o no un cambio. Esto significa que la detección exitosa de un cambio no estaría determinada por la cantidad de recursos de procesamiento aplicados en una escena, sino por su aplicación de la mejor manera posible para asegurar la codificación adecuada de dicha escena. Esto sería especialmente importante en el presente experimento por varios motivos. En primer lugar, la pantalla en blanco interpuesta entre las dos escenas evita que la señal de transición que habitualmente acompaña a un cambio señale su ocurrencia, lo cual facilitaría su detección automática, y hace necesario retener alguna información de la imagen pre-cambio en la memoria operativa con el objetivo de detectar un cambio posterior. En segundo lugar, cada imagen se presentó durante únicamente 133 ms. Dado que la tasa de consolidación en memoria operativa visual ha sido estimada en aproximadamente 50 ms por ítem (Vogel, Woodman, & Luck, 2006), el breve tiempo de presentación empleado en este experimento podría no permitir una codificación perfecta, elemento a elemento, de la escena completa. En tercer lugar, es importante señalar que las presentaciones estaban compuestas por cuatro elementos, un número en los límites de la capacidad de la memoria visual operativa, que ha sido estimada en

3-4 elementos en tareas de detección de cambios (Luck & Vogel, 1997). Teniendo en cuenta estos puntos, se podría sugerir que una estrategia basada en el reclutamiento intensivo de recursos de procesamiento en un intento de codificar adecuadamente la escena elemento a elemento, no sería la más adecuada, mientras que una basada en una aplicación más distribuida (en oposición a más intensa) de estos recursos favorecería la detección de cambios. La distribución de recursos permitiría la composición de una imagen más general, codificada como una única figura en lugar de requerir la codificación separada de todos los elementos. Esta estrategia impondría por tanto menores demandas sobre la memoria operativa, lo cual se reflejaría en incrementos de theta y supresiones de alpha menos pronunciadas. Las propias características de la tarea parecen favorecer una estrategia de este estilo. Dado que la orientación de los elementos se aleatorizó en cada imagen pre-cambio, es incluso posible que algunos ensayos se viesen beneficiados por una configuración pre-cambio que favoreciese el agrupamiento, lo cual impondría menores demandas en la memoria operativa (Jiang, Chun, & Olson, 2004; Landman, Spekreijse, & Lamme, 2003) y resultar en que los juicios correctos fuesen más probables. La posibilidad de que diferentes objetos de una escena que compartan alguna característica puedan ser agrupados en una única estructura de memoria ha sido sugerida ya en estudios previos (Rensink, 2002b). Del mismo modo, las diferencias en la actividad oscilatoria encontradas en la condición CC podrían deberse a que estos ensayos contuviesen imágenes que impusiesen mayores demandas de memoria operativa en los observadores, bien porque dichas imágenes no favoreciesen dicho agrupamiento o porque, independientemente de la configuración de la imagen pre-cambio, los sujetos eligiesen una estrategia que implica una codificación elemento a elemento.

Entre los estudios existentes que abordan la CC, sólo dos trabajos con PE han analizado la actividad previa al cambio (Koivisto & Revonsuo, 2005; Pourtois, De Pretto, Hauert, & Vuilleumier, 2006), aunque sus resultados no son coincidentes y los predictores electrofisiológicos de la CC que han propuesto son distintos. Por una parte, Koivisto y Revonsuo (2005) encontraron diferencias en la amplitud del componente P2 ante la imagen previa al cambio entre ensayos de detección correcta y ensayos CC, mientras que Pourtois y colaboradores (2006) identificaron diferencias en la amplitud del componente P1, pero no en la de P2, entre esos mismos ensayos. En los análisis realizados en los experimentos presentados aquí no se encontraron, como ya se ha dicho, diferencias entre condiciones en la amplitud de ninguno de estos componentes. Por otra parte, en ambos trabajos se informó además de diferencias, ya evidentes en el trazado de PE, en la amplitud de un componente más sostenido en un rango de latencia más tardío, pero igualmente anterior a la presentación de la imagen que contenía el cambio. Sin embargo, sus resultados son discrepantes y difícilmente comparables, tanto porque las localizaciones sobre las que se describieron son diferentes, temporales y posteriores en el trabajo de Koivisto y Revonsuo (2005), y fronto-centrales en el de Pourtois y colaboradores (2006), como porque en el caso del primero los ensayos en los que los cambios serían detectados mostraron una menor positividad en ese rango de latencia mientras que en el caso del segundo la diferencia apuntó en sentido contrario. En nuestros experimentos los trazados de PE no mostraron ningún tipo de diferencia en dicho rango de latencia. En cualquier caso, a pesar de que los marcadores de PE propuestos en esos experimentos no coinciden entre sí, y aunque los análisis de PE realizados en el presente trabajo no revelaron diferencia alguna en cualquiera de los componentes analizados, resulta interesante que tanto Koivisto y Revonsuo (2005) como Pourtois y colaboradores (2006) llegan a

la conclusión de que los cambios serán más probablemente detectados si los recursos del observador no están aplicados de manera focalizada en alguna localización particular de la escena, sino distribuidos más globalmente, lo cual estaría de acuerdo con nuestra interpretación de las diferencias entre condiciones encontradas en el análisis de la actividad oscilatoria en este experimento.

En resumen, los efectos encontrados en las bandas theta y alpha en el primer experimento parecen reflejar un reclutamiento más intenso de recursos cognitivos durante la codificación de la escena previa al cambio en los ensayos de CC. Esta interpretación se ve apoyada por los resultados del segundo experimento, que muestran que los incrementos de potencia en theta están modulados en esta tarea por la carga en memoria operativa. Este reclutamiento intensivo de recursos podría resultar de decisiones estratégicas tomadas por los sujetos, buscando asegurar un cierto porcentaje de detección correcta de cambios, o de configuraciones pre-cambio que no permitieran el empleo de estrategias de memoria menos demandantes pero más eficientes. Podrían, por tanto, estar implicados tanto mecanismos de atención como de memoria, y futuras investigaciones deberían profundizar en el estudio de sus contribuciones específicas a la actividad electrocortical oscilatoria durante la detección de cambios.

4. Detección implícita de cambios.

Los ensayos que contenían un cambio, independientemente de si éste fue detectado o no, mostraron un descenso de potencia más pronunciado que los ensayos sin cambio en respuesta a su presentación en una ventana de tiempo-frecuencia entre 15 y 17 Hz y entre 118 y 180 ms post-S2 en localizaciones frontales. La noción de que los cambios podrían ser detectados sin la implicación de la consciencia ha sido apoyada por

hallazgos similares en otros dominios. Existe una rica literatura que muestra que la información puede ser representada y tener un impacto sobre la conducta sin que dicho procesamiento llegue a la consciencia (Hannula, Simons, & Cohen, 2005).

Con respecto a la detección de cambios, varios estudios han apoyado la idea de que los cambios pueden ser representados al margen de la consciencia (Fernández-Duque & Thornton, 2000; Smilek, Eastwood, & Merikle, 2000). Sin embargo, sólo unos pocos trabajos han encontrado indicios de la representación implícita de cambios al margen de los estrictamente conductuales. Una de estas excepciones procede de un estudio de Fernández-Duque y colaboradores (2003), quienes emplearon un paradigma *flicker* en el que la imagen original y la cambiada se repetían cíclicamente. Estos autores observaron un efecto anterior sobre los potenciales evocados entre 240-300 ms después del cambio, un resultado replicado más recientemente (Kimura, Katayama, & Ohira, 2008) empleando un paradigma one-shot y eliminando así la posible amplificación del efecto implícito debido a la repetición de los estímulos (Pourtois et al., 2006). Los análisis de la actividad oscilatoria realizados en este experimento nos han permitido obtener más evidencias sobre este punto. En este sentido, se encontraron descensos de potencia más pronunciados en los ensayos que contenían un cambio, independientemente de que fuese detectado o no, sobre localizaciones anteriores en una banda de frecuencias entre 15 y 17 Hz. La latencia en la que se encontró esta diferencia, junto con su distribución pericraneal, son coherentes con las evidencias encontradas con PE en trabajos previos. Nuestros resultados serían también congruentes con un estudio reciente que empleó iRMF en el que, empleando una variante del paradigma de pistas contextuales (del inglés *contextual cueing*), se encontraron evidencias de la implicación de la corteza prefrontal anterior en el procesamiento implícito de cambios en el medio visual (Pollmann & Manginelli,

Discusión

2009). Como han sugerido estos autores, el papel de esta área sería el de redirigir la atención a cambios en nuestro medio para permitir su mejor procesamiento, incluso en la ausencia de detección consciente.

VI. CONCLUSIONES.

En relación a los objetivos planteados, podemos extraer las siguientes conclusiones:

1. Este estudio ha permitido caracterizar, mediante el análisis de PE y de la actividad oscilatoria, el curso temporal de la actividad relacionada con el proceso de detección de cambios, desde la presentación de la imagen original hasta la emisión de una respuesta. En consonancia con estudios previos, se identificaron distintos componentes de PE tanto ante S1 como ante S2 y se encontró una mayor amplitud del componente P3 ante S2 en los ensayos de detección correcta de un cambio.
2. El análisis de TF ha permitido describir por primera vez la actividad oscilatoria del EEG durante una tarea de detección de cambios. Una vez producido el cambio, se observó una mayor potencia en la banda theta en los ensayos de detección correcta que en los de las otras condiciones, ampliamente distribuida sobre el cuero cabelludo, que demostró estar explícitamente asociada con la detección consciente de un cambio más que con una respuesta correcta o con la mera ocurrencia de un cambio. Este resultado refuerza lo descrito en el punto anterior a propósito del componente P3 de PE, en tanto que la actividad en esta banda ha sido asociada a la génesis de dicho componente.
3. La segmentación de los datos en épocas que incluyeron toda la secuencia de estímulos ha permitido encontrar indicios de que el proceso que conduce a la CC comienza antes incluso de la propia ocurrencia de un cambio. Aunque a diferencia de lo ocurrido en otros estudios previos no se encontraron diferencias en los componentes de PE ante S1, los análisis de TF han proporcionado evidencias en este sentido. Concretamente, se han observado sobre localizaciones posteriores

Conclusiones

incrementos de potencia en la banda theta más pronunciados en los ensayos de CC, y descensos de potencia en alpha ampliamente distribuidas sobre todas las localizaciones y más acusadas también en esa misma condición, que en conjunto parecen reflejar un reclutamiento más intenso de recursos cognitivos durante la codificación de la escena previa al cambio en los ensayos de CC que, sin embargo, no conducen a una mejor ejecución. Diferencias en las estrategias adoptadas por los participantes para afrontar la tarea, cuyo empleo podría a su vez verse favorecido por determinadas configuraciones de los estímulos que impusiesen menores demandas de recursos cognitivos, podrían explicar este resultado.

4. La escala de seguridad en la respuesta no ha resultado útil para realizar una mejor selección de los ensayos en cada condición experimental. Si bien la ejecución conductual en la tarea de detección de cambios es bastante homogénea entre los distintos participantes, el grado de confianza en sus respuestas no lo es y parece más bien vinculado a otro tipo de diferencias individuales, tal vez relacionadas con la percepción subjetiva de la propia ejecución.

5. Los análisis de TF han permitido identificar efectos post-cambio tempranos en la banda beta sobre localizaciones frontales que proporcionan indicios de una posible detección implícita de cambios. Concretamente, los ensayos que contenían un cambio, fuese este detectado o no, mostraron un descenso de potencia en la banda beta más pronunciado que los ensayos en los que no se había producido un cambio.

6. Los resultados obtenidos en el Experimento 2 mostraron que los incrementos de potencia en la banda theta observados sobre localizaciones posteriores tras la presentación de la imagen previa al cambio se debían a un aumento en la carga impuesta sobre la MO, reforzando de este modo la hipótesis propuesta para explicar

este efecto en el Experimento 1 según la cual los participantes estarían aplicando más recursos cognitivos a los ensayos de CC.

VII. LIMITACIONES DEL ESTUDIO Y PROPUESTAS FUTURAS.

El presente trabajo presenta una serie de limitaciones que tendrán que ser abordadas en el futuro, tanto por medio de nuevos análisis de los datos ya existentes, como mediante el diseño de nuevos experimentos, algunos destinados a subsanar las limitaciones del estudio actual, y otros a responder preguntas que surgen a la vista de los resultados obtenidos en esta ocasión.

Aunque en virtud de los resultados y de la evidencia científica revisada parece claro que la imagen previa al cambio está recibiendo más recursos de procesamiento en los ensayos CC, la hipótesis propuesta para explicar por qué esta mayor asignación de recursos no conduce a una mejor ejecución en la tarea necesita una mayor comprobación experimental para ser concluyente. De acuerdo a dicha hipótesis, las diferencias en la estrategia empleada por los participantes para codificar la escena serían responsables de este efecto un tanto paradójico, de modo que una aplicación de recursos más distribuida, menos intensa, supondría una menor carga de procesamiento para el observador y resultaría más adecuada para la realización de esta tarea. Ahora bien, esta hipótesis suscita al menos dos cuestiones elementales. En primer lugar, cabría preguntarse en qué consisten exactamente estas diferencias estratégicas, pues podrían resultar, entre otros factores, de decisiones deliberadas de los participantes, buscando asegurar un cierto porcentaje de respuestas correctas, o de la propia configuración de la escena, que bien podría no permitir el empleo de estrategias de codificación menos demandantes pero más eficientes. Por otra parte, en estas diferencias estratégicas podrían estar implicados tanto mecanismos de atención como de memoria, y sería necesario diseñar experimentos más adecuados para proporcionar respuesta a esta pregunta. En cuanto a la participación de la atención,

convendría caracterizar con mayor precisión el patrón de actividad oscilatoria relacionado en nuestra tarea tanto con la atención distribuida como con la atención focalizada con el objetivo de determinar de qué modo están empleando sus recursos atencionales los participantes en el primer experimento. El empleo de condiciones de señalización con pistas no-válidas, de retro-pistas (pistas colocadas entre S1 y S2 que señalen algún elemento concreto que deba recibir atención preferente), de pistas exógenas que capturen involuntariamente la atención y la enfoquen en alguna localización concreta, o de tareas secundarias en determinadas localizaciones espaciales, centrales y periféricas, que nos permitan asegurar de qué modo y sobre qué posición tienen situada su atención los participantes podrían ser alternativas posibles para responder a esta pregunta. En lo referente a la carga en la MO, sería interesante llevar a cabo una manipulación sistemática de esta variable con el objetivo de determinar si las diferencias observadas entre las condiciones de 4 y 8 elementos tienden a ser moduladas por el incremento de la carga en MO. Algunos estudios previos con PE, como el de Vogel y Machizawa (2004), han encontrado de hecho que la amplitud de una respuesta electrofisiológica sostenida durante el intervalo de retención que media entre la presentación de una escena que los observadores han de memorizar y la presentación de una escena de prueba se ve modulada por el aumento en las demandas de MO.

A este respecto, si bien los resultados del segundo experimento muestran que al menos los incrementos de potencia en theta parecen relacionarse con un incremento en la carga en MO, conviene recordar que sólo los ensayos CD fueron incluidos en los análisis correspondientes, por lo que se haría necesario un diseño que permitiese conservar un número suficiente de ensayos de las otras condiciones experimentales, y especialmente de CC, para realizar las comparaciones pertinentes y comprender así

con mayor detalle hasta qué punto el incremento en las demandas de la tarea, y específicamente en la carga impuesta a la MO, son responsables del aumento de potencia en theta. En relación a esto, recordar que algunos autores han establecido que los incrementos tempranos en la potencia de theta observados en tareas de MO no están relacionados principalmente con la codificación y/o recuperación, sino que más bien representan un correlato EEG de la focalización de la atención hacia un objetivo (Missonier, Deiber, Gold, Millet, Gex-Fabry Pun, & Fazio-Costa, 2006; Green & McDonald, 2008). Lo mismo es válido para la explicación de los resultados en la banda alpha. A pesar de que la relación de la supresión de alpha con un incremento más o menos general en la actividad cerebral está bien establecida, dicho incremento es tan general que podría estar relacionado con un incremento de actividad relacionada con casi cualquier proceso cognitivo (atención, memoria, etc.), sin que sea posible a partir de los datos presentados aquí concluir a qué se debe. Para la interpretación de los resultados nos hemos basado en los hallazgos obtenidos por otros estudios en el pasado, pero esta no deja de ser una aproximación limitada. Una posible alternativa consistiría en recurrir a técnicas de localización de fuentes para corroborar cuáles son las áreas en las que se está produciendo los efectos descritos en este experimento y poder así extraer conclusiones más precisas acerca del significado de los mismos.

En este Experimento 1 de esta tesis, se ha analizado la actividad electrofisiológica en una serie de ventanas temporales a partir del instante en el que la imagen pre-cambio (S1) es presentada. Ello ha permitido identificar diferencias en ciertos componentes de la actividad oscilatoria que permiten determinar que el proceso que conduce a que se produzca CC comienza al menos tan pronto como durante el procesamiento de la escena, previa al cambio. Este hallazgo supone un avance con respecto a la mayor parte de estudios existentes sobre CC por varios motivos. En primer lugar, porque

hasta donde sabemos este es el primer trabajo que aborda el estudio de la CC mediante el análisis de la actividad oscilatoria electrocortical. En segundo lugar, porque a pesar de que existe consenso acerca de que el fenómeno de CC podría tener diferentes causas y afectar a diferentes estadios del procesamiento de una escena visual (Simons, 2000), la mayor parte de los estudios psicofisiológicos sobre CC han centrado su interés en la actividad que se produce una vez que el cambio ha tenido lugar. Sin embargo, si tenemos en cuenta los resultados obtenidos por Mathewson y colaboradores (2009), existe la posibilidad de que dicho proceso se inicie incluso antes de la presentación de la escena pre-cambio. Estos autores encontraron que la fase del ritmo alfa registrado sobre localizaciones posteriores inmediatamente antes de la presentación de un estímulo puede predecir si dicho estímulo va a ser conscientemente detectado. Por tanto, sería de gran interés extender la ventana de análisis en el presente experimento al período que precede a la presentación de la imagen pre-cambio para comprobar si puede estar ocurriendo un proceso similar también en las tareas de detección de cambios empleadas aquí.

Por otra parte, los datos obtenidos en los experimentos presentados en esta tesis ofrecen posibilidades de estudio que pueden ser abordadas en el futuro sin necesidad de recurrir a nuevos registros. Para empezar, la actividad en la banda gamma no ha sido analizada. Esta banda de frecuencia puede resultar de especial interés dado que es conocido que la actividad en diferentes redes atencionales incide sobre la actividad oscilatoria en un amplio rango de frecuencias, de theta a gamma (Fan, y otros, 2007; Thut G. , Nietzel, Brandt, & Pascual-Leone, 2006; Siegel, Donner, Oostenveld, Fries, & Engel, 2008; Tallon-Baudry, Bertrand, Henaff, Isnard, & Fischer, 2005), que la codificación en la memoria episódica y la recuperación de la información afecta no sólo a la banda de theta, sino también a la de gamma (Sederberg, Kahana, Howard,

Donner, & Madsen, 2003; Sederberg, y otros, 2007), o que la retención en memoria visual a corto plazo está asociada con oscilaciones en las bandas gamma y beta originadas en diferentes áreas (Tallon-Baudry, Bertrand, Peronnet, & Pernier, 1998; Tallon-Baudry, Bertrand, & Fischer, 2001; Tallon-Baudry, Mandon, Freiwald, & Kreiter, 2004; Womelsdorf, Fries, Mitra, & Desimone, 2006).

En relación a esto, cabe señalar que todos los análisis efectuados sobre la actividad oscilatoria registrada en los experimentos que hemos presentado aquí han sido realizados exclusivamente sobre medidas de potencia total. Indudablemente, estas medidas suponen en sí mismas un avance frente a otras obtenidas a partir del EEG, y específicamente frente a los análisis de PE, en la medida en que como se ha dicho conservan una parte importante de la actividad neural relacionada con los procesos cognitivos que son objeto de estudio. Tales ventajas se han hecho evidentes ya en este trabajo, en el que la transformada *wavelet* de la actividad oscilatoria ha permitido identificar diferencias entre condiciones experimentales que no se han podido encontrar en el análisis de PE. Sin embargo, el análisis de la potencia total es tan sólo una de las múltiples posibilidades de estudio que ofrece la descomposición en TF. La gran variedad de medidas disponibles para el análisis de la actividad oscilatoria, por ejemplo aquellas derivadas de medidas de la fase, ofrecen un amplio panorama de posibilidades por explorar.

Finalmente, nos referiremos al tema de la detección implícita. Como hemos visto, apenas existen evidencias psicofisiológicas previas de la posible representación implícita de cambios (Fernández-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003; Kimura, Katayama, & Ohira, 2008; Laloyaux, Destrebecqz, & Cleeremans, 2006) si bien los resultados conductuales que apuntan hacia esta posibilidad son abundantes (Deubel,

Limitaciones del estudio y propuestas futuras

Schneider, & Bridgeman, 1996; Fernández-Duque & Thornton, 2000; Rensink, 1998; Simons, Chabris, Schnur, & Levin, 2002; Thornton & Fernández-Duque, 2000; 2002). En este trabajo hemos aportado una prueba adicional en esta dirección que, si bien es coherente en tiempo y distribución pericraneal con los resultados de los trabajos psicofisiológicos previos se, resiste, al igual que en esos otros trabajos, a la formulación de una hipótesis que pueda explicarla. Al igual que sugerimos antes, las técnicas de localización de fuentes, y sobre todo la realización de nuevos experimentos, podrían ayudar a proporcionar una respuesta.

VIII. BIBLIOGRAFÍA.

Adrian, E. D. (1942). Olfactory reactions in the brain of the hedgehog. *Journal of Physiology*, 100, 459-473.

Aftanas, L. I., & Golocheikine, S. A. (2001). Human anterior and frontal midline theta and lower alpha reflect emotionally positive state and internalized attention: high-resolution EEG investigation of meditation. *Neuroscience Letters*, 310 (1), 57-60.

Alvarez, G. A., & Cavanagh, P. (2004). the capacity of visual short-term memory is set both by visual information load and by number of objects. *Psychological Science*, 15, 106-111.

Awh, E., & Jonides, J. (2001). Overlapping mechanisms of attention and spatial working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 119-126.

Babiloni, C., Miniussi, C., Babiloni, F., Carducci, F., Cincotti, F., Del Percio, C., y otros. (2004). Sub-second 'temporal attention' modulates alpha rhythms. A high-resolution EEG study. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 19 (3), 259-268.

Basar, E. (2005). Memory as the 'whole brain work'. A large-scale model based on 'oscillations in super-synergy'. *International Journal of Psychophysiology*, 58, 199-226.

Basar-Eroglu, C., Basar, E., Demiralp, T., & Schumann, M. (1992). P-300 response: Possible psychophysiological correlates in delta and theta frequency channels. A review. *International Journal of Psychophysiology*, 13, 161-179.

Bastiaansen, M. C., & Hagoort, P. (2003). Event-induced theta responses as a window on the dynamics of memory. *Cortex*, 39 (4-5), 967-972.

Bastiaansen, M. C., Posthuma, D., Groot, P. F., & De Geus, E. J. (2002). Event-related alpha and theta responses in a visuo-spatial working memory task. *Clinical Neurophysiology*, 113 (12), 1882-1893.

Beck, D. M., Muggleton, N., Walsh, V., & Lavie, N. (2006). Right parietal cortex plays a critical role in change blindness. *Cerebral Cortex*, 16, 712-717.

Beck, D. M., Rees, G., Frith, C. D., & Lavie, N. (2001). Neural correlates of change detection and change blindness. *Nature Neuroscience*, 4, 645-650.

Becker, M. W., Pashler, H., & Anstis, S. M. (2000). The role of iconic memory in change-detection tasks. *Perception*, 29 (3), 273-86.

Bell, A. J., & Sejnowski, T. J. (1995). An Information-maximization approach to blind separation and blind deconvolution. *Neural Computation*, 7, 1129-1159.

Bibliografía

- Berger, H. (1929). Ueber das Elektroenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervekrankheiten*, 87, 527-570.
- Bridgeman, B., van der Heijden, A. H., & Velichkovsky, B. M. (1994). A theory of visual stability across saccadic eye movements. *Behavioral and Brain Sciences*, 17, 247-258.
- Bruns, A. (2004). Fourier-, Hilbert- and wavelet-based signal analysis: are they really different approaches? 137, 321-332.
- Bruns, A., & Eckhorn, R. (2004). Task-related coupling from high- to low-frequency signals among visual cortical areas in human subdural recordings. *International Journal of Psychophysiology*, 51, 97-116.
- Burgess, A. P., & Gruzelier, J. (2000). Short duration power changes in the EEG during recognition memory for words and faces. *Psychophysiology*, 37 (5), 596-606.
- Busch, N. A., & Herrmann, C. S. (2003). Object-load and feature-load modulate EEG in a short-term memory task. *NeuroReport*, 14, 1721-1724.
- Buzsáki, G. (2006). *Rhythms of the brain*. New York: Oxford University Press.
- Buzsáki, G. (2005). Theta rhythm of navigation: link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus*, 15, 827-840.
- Buzsáki, G., & Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science*, 304, 1926-29.
- Buzsáki, G., Geisler, C., Henze, D. A., & Wang, X. J. (2004). Interneuron Diversity series: Circuit complexity and axon wiring economy of cortical interneurons. *TRENDS in Neuroscience*, 27 (4), 186-193.
- Canolty, R. T., Edwards, E., Dalal, S. S., Soltani, M., Nagarajan, H. E., Kirsch, H. E., y otros. (2006). High gamma power is phase-locked to theta oscillations in human neocortex. *Science*, 313 (5793), 1626-1628.
- Cantero, J. L., Atienza, M., Stickgold, R., Kahana, M. J., Madsen, J. R., & Kocsis, B. (2003). Sleep-dependent theta oscillations in the human hippocampus and neocortex. *Journal of Neuroscience*, 23 (34), 10897-903.
- Capilla, A. (2007). *Desarrollo y dinámica cerebral de los procesos de control cognitivo*. Madrid: Universidad Complutense de Madrid.
- Caplan, J. B., Madsen, J. R., Raghavachari, S., & Kahana, M. J. (2001). Distinct patterns of brain oscillations underlie two basic parameters of human maze learning. *Journal of Neurophysiology*, 86, 368-380.
- Cavanagh, J., & Wurtz, R. H. (2004). Subcortical modulation of attention counters change blindness. *The Journal of Neuroscience*, 24 (50), 11236-43.
- Cavanaugh, J., & Wurtz, R. H. (2004). Subcortical modulation of attention counters change blindness. *The journal of neuroscience*, 24 (50), 11236-11243.

- Cook, E. W., & Miller, G. A. (1992). Digital filtering: background and tutorial for psychophysicists. *Psychophysiology*, 29, 350-367.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 201-215.
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity. *Behavioral and Brain Sciences*, 24 (1), 87-114.
- Csicsvari, J., Jamieson, B., Wise, K. D., & Buzsáki, G. (2003). Mechanisms of Gamma Oscillations in the Hippocampus of the Behaving Rat. *Neuron*, 37, 311-322.
- Cunningham, M. O., Whittington, M. A., Bibbig, A., Roopun, A., LeBeau, F. E., Vogt, A., y otros. (2004). A role for fast rhythmic bursting neurons in cortical gamma oscillations in vitro. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101, 7152-7157.
- Czigler, L. I., Balázs, L., & Pató, L. G. (2004). Visual change detection: event-related potentials are dependent on stimulus location in humans. *Neuroscience Letters*, 364, 149-153.
- Czigler, L. I., Balázs, L., & Winkler, I. (2002). Memory-based detection of task-irrelevant visual changes. *Psychophysiology*, 39, 869-873.
- Dehaene, S., Naccache, L., Le Clec'H, G., Koechlin, E., Mueller, M., Dehaene-Lambertz, G., y otros. (1998). Imaging unconscious semantic priming. *Nature*, 395, 597-600.
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134, 9-21.
- Desbordes, G., Jin, J., Weng, C., Lesica, N. A., Stanley, G. B., & Alonso, J. M. (2008). Timing precision in population coding of natural scenes in the early visual system. *PLoS Biology*, 6, e324.
- Deubel, H., Schneider, W. X., & Bridgeman, B. (1996). Post-saccadic target blanking prevents saccadic suppression of image displacement. *Visual Research*, 36, 985-996.
- Digiacomo, M. R., Marco-Pallarés, J., Flores, A. B., & Gómez, C. M. (2008). Wavelet analysis of the EEG during the neurocognitive evaluation of invalidly cued targets. *Brain Research*, 1234, 94-103.
- Donchin, E., & Coles, M. G. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? 11, 355-372.
- Eimer, M., & Mazza, V. (2005). Electrophysiological correlates of change detection. *Psychophysiology*, 42, 328-342.
- Epstein, R., & Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392 (6676), 598-601.
- Fan, J., Byrne, J., Worden, M. S., Guise, K. G., & McCandliss, B. D. (2007). The relation of brain oscillations to attentional networks. *The Journal of Neuroscience*, 27, 6197-6202.

Bibliografía

- Fan, J., Byrne, J., Worden, M. S., Guise, K. G., McCandliss, B. D., Fossella, J., y otros. (2007). The relation of brain oscillations to attentional networks. *Journal of Neuroscience*, 27, 6197-6206.
- Fernández-Duque, D., & Thornton, I. M. (2000). Change detection without awareness: do explicit reports underestimate the representation of change in the visual system? *Visual Cognition*, 7(1/2/3), 323-344.
- Fernández-Duque, D., & Thornton, I. M. (1999). Detecting change in the absence of awareness. *Investigative Ophthalmology and Visual Sciences*, 40 (4), S4212.
- Fernández-Duque, D., Grossi, G., Thornton, I. M., & Neville, H. J. (2003). Representation of change: separate electrophysiological markers of attention, awareness, and implicit processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 491-507.
- Folland, G. B., & Sitaram, A. (1997). The uncertainty principle: a mathematical survey. *Journal of Fourier Analysis and Applications*, 3 (3), 207-238.
- Friston, K. J. (1997). Another neural code? *Neuroimage*, 5, 213-220.
- Fuster, J. M. (1997). *The prefrontal cortex. Anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe*. Philadelphia: Lippincott-Raven.
- Gevins, A., Smith, M. E., McEvoy, L., & Yu, D. (1997). High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: Effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cerebral Cortex*, 7, 374-385.
- Girelli, M., & Luck, J. (1997). Are the same attentional mechanisms used to detect visual search targets defined by color, orientation and motion? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 238-253.
- Goldman-Rakic, P. S. (1988). Topography of cognition: parallel distributed networks in primate association cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 11, 137-156.
- Green, J. D., & Arduini, A. A. (1954). Hippocampal electrical activity in arousal. *Journal of Neurophysiology*, 17 (6), 533-557.
- Green, J. J., & McDonald, J. J. (2008). Electrical neuroimaging reveals timing of attentional control activity in human brain. *PLoS Biology*, 6, e81.
- Grimes, J. (1996). On the failure to detect changes in scenes across saccades. En K. Akins, *Perception (Vancouver Studies in Cognitive Science)* (Vol. 2, págs. 89-110). New York: Oxford University Press.
- Grosbras, M. H., & Paus, T. (2003). Transcranial magnetic stimulation of the human frontal eye field facilitates visual awareness. *European Journal of Neuroscience*, 18, 3121-3126.
- Gruber, W. R., Klimesch, W., Sauseng, P., & Doppelmayr, M. (2005). Alpha phase synchronization predicts P1 and N1 latency and amplitude size. *Cerebral Cortex*, 15, 371-377.

- Guillery, R. W., Feig, S. L., & Loszadi, D. A. (1998). Paying attention to the thalamic reticular nucleus. *Trends in Neuroscience*, 21, 28-32.
- Hannula, D. E., Simons, D. J., & Cohen, N. J. (2005). Imaging implicit perception: Promise and pitfalls. *Nature Reviews Neuroscience*, 6, 247-255.
- Heslenfeld, D. J. (2003). Visual Mismatch Negativity. En J. Polich, *Detection of change: event-related potential and fMRI findings* (págs. 41-60). Norwell, MA: Kluwer Academic Publishers.
- Hollingworth, A. (2003). Failures of retrieval and comparison constrain change detection in natural scenes. *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 29, 388-403.
- Hollingworth, A., & Henderson, J. M. (2002). Accurate visual memory for previously attended objects in natural scenes. *Journal of Experimental Psychology, Human Perception and Performance*, 29, 113-136.
- Howard, M. W., Rizzutto, D. S., Caplan, J. B., Madsen, J. R., Lisman, J., Aschenbrenner-Scheibe, R., y otros. (2003). Gamma oscillations correlate with working memory load in humans. *Cerebral Cortex*, 13, 1369-1374.
- Huettel, S. A., Güzeldere, G., & McCarthy, G. (2001). Dissociating the neural mechanisms of visual attention in change detection using functional MRI. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13 (7), 1006-1018.
- Intriligator, J., & Cavanagh, P. (2001). The spatial resolution of visual attention. *Cognitive Psychology*, 43, 171-216.
- Irwin, D. E. (1991). Information integration across saccadic eye movements. *Cognitive Psychology*, 23, 420-456.
- Itti, L., & Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nature Neuroscience Reviews*, 2, 194-203.
- Jensen, O., & Tesche, C. D. (2002). Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *European Journal of Neuroscience*, 15, 1395-1399.
- Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J., & Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the alpha band (9-12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex*, 12, 877-882.
- Jiang, Y., Chun, M. M., & Olson, I. R. (2004). Perceptual grouping in change detection. *Perception & Psychophysics*, 66 (3), 446-453.
- Jokisch, D., & Jensen, O. (2007). Modulation of gamma and alpha activity during a working memory task engaging the dorsal or ventral stream. *The Journal of Neuroscience*, 27 (12), 3244-3251.

Bibliografía

- Jones, B. T., Jones, B. C., Smith, H., & Copley, N. (2003). A flicker paradigm for inducing change blindness reveals alcohol and cannabis information processing biases in social users. *Addiction*, 98 (2), 235-44.
- Jones, M. R., Moynihan, H., MacKenzie, N., & Puente, J. (2002). Temporal aspects of stimulus-driven attending in dynamic arrays. *Psychological Science*, 13 (4), 313-319.
- Kahana, M. J., Seelig, D., & Madsen, J. R. (2001). Theta returns. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 739-744.
- Kahana, M. J., Sekuler, R., Caplan, J. B., Kirschen, M., & Madsen, J. R. (1999). Human theta oscillations exhibit task dependence during virtual maze navigation. *Nature*, 399, 781-784.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience*, 17 (11), 4302-11.
- Kelley, T. A., Chun, M. M., & Chua, K. P. (2003). Effects of scene inversion on change detection of targets matched for visual salience. *Journal of Vision*, 2, 1-5.
- Kelly, S. P., Lalor, E. C., Reilly, R. B., & Foxe, J. J. (2006). Increases in alpha oscillatory power reflect an active retinotopic mechanism for distracter suppression during sustained visuospatial attention. *Journal of Neurophysiology*, 95, 3844-3851.
- Kiebel, S. J., Tallon-Baudry, C., & Friston, K. J. (2005). Parametric analysis of oscillatory activity as measured with EEG/MEG. *Human Brain Mapping*, 26, 170-177.
- Kim, Y. J., Grabowecky, M., Paller, K. A., Muthu, K., & Suzuki, S. (2007). Attention induces synchronization-based response gain in steady-state visual evoked potentials. *Nature neuroscience*, 10, 117-125.
- Kimura, M., Katayama, J., & Ohira, H. (2008). Event-related brain potential evidence for implicit change detection: A replication of Fernandez-Duque et al. (2003). *Neuroscience Letters*, 448, 236-239.
- Klein, R., Kingstone, A., & Pontefract, A. (1992). Orienting of visual attention. En K. Rayner, *Eye Movements and Visual Cognition: Scene Perception and Reading* (págs. 46-65). New York: Springer.
- Klimesch, W. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research Reviews*, 29, 169-195.
- Klimesch, W. (1997). EEG-alpha rhythms and memory processes. *International Journal of Psychophysiology*, 26, 319-340.
- Klimesch, W. (1996). Memory processes, brain oscillations and EEG synchronization. *International Journal of Psychophysiology*, 24, 61-100.
- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 53, 63-88.

- Klimesch, W., Schack, B., Schabus, M., Doppelmayr, M., Gruber, W., & Sauseng, P. (2004). Phase-locked alpha and theta oscillations generate the P1-N1 complex and are related to memory performance. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 19 (3), 302-316.
- Koch, C., Rapp, M., & Segev, I. (1996). A brief history of time (constants). *Cerebral Cortex*, 6, 93-101.
- Koivisto, M., & Revonsuo, A. (2003). An ERP study of change detection, change blindness, and visual awareness. *Psychophysiology*, 40, 423-429.
- Koivisto, M., & Revonsuo, A. (2005). Prechange event-related potentials predict change blindness in various attention conditions. *NeuroReport*, 16, 869-873.
- Kopell, N., Ermentrout, G. B., Whittington, M. A., & Traub, R. D. (2000). Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, 1867-1872.
- Krause, C. M., Sillanmäki, L., Koivisto, M., Saarela, C., Häggqvist, A., Laine, M., y otros. (2000). The effects of memory load on event-related EEG desynchronization and synchronization. *Clinical Neurophysiology*, 111, 2071-2078.
- Lachaux, J. P., George, N., Tallon-Baudry, C., Martinerie, J., Hugueville, L., Minotti, L., y otros. (2005). The many faces of the gamma band response to complex visual stimuli. *Neuroimage*, 25, 491-501.
- Lachaux, J. P., Rodríguez, E., Martinerie, J., & Varela, F. J. (1999). Measuring phase synchrony in brain signals. *Human Brain Mapping*, 8, 194-208.
- Lakatos, P., Karmos, G., Mehta, A. D., Ulbert, I., & Schroeder, C. E. (2008). Entrainment of neuronal oscillations as a mechanism of attentional selection. *Science*, 320 (5872), 110-113.
- Laloux, C., Destrebecqz, A., & Cleeremans, A. (2006). Implicit change identification: A replication of Fernandez-Duque and Thornton (2003). *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32, 1366-1379.
- Landman, R., Spekreijse, H., & Lamme, V. A. (2003). Large capacity storage of integrated objects before change blindness. *Vision Research*, 43, 149-164.
- Large, E. W., & Jones, M. R. (1999). The dynamics of attending: how we track time-varying events. *Psychological Review*, 106 (1), 119-159.
- Laufs, H., Kleinschmidt, A., Beyerle, A., Eger, E., Salek-Haddadi, A., & Preibisch, C. (2003). EEG-correlated fMRI of human alpha activity. *Neuroimage*, 19, 1463-1476.
- Le Van Quyen, M., Foucher, J., Lachaux, J., Rodriguez, E., Lutz, A., Martinerie, J., y otros. (2001). Comparison of Hilbert transform and wavelet methods for the analysis of neuronal synchrony. *Journal of Neuroscience Methods*, 111 (2), 83-98.

Bibliografia

- Lee, T. W., Girolami, M., & Sejnowski, T. J. (1999). Independent component analysis using an extended infomax algorithm for mixed subgaussian and supergaussian sources. *Neural Computation*, 11, 417-441.
- Levin, D. T., & Simons, D. J. (1997). Failure to detect changes to attended objects in motion pictures. *Psychonomic Bulletin and Review*, 4, 501-506.
- Levin, D. T., Drivdahl, S. B., Momen, N., & Beck, M. R. (2002). False predictions about the detectability of visual changes: The role of beliefs about attention, memory, and the continuity of attended objects in causing change blindness. *Consciousness and Cognition*, 11, 507-527.
- Levin, D. T., Momen, N., Drivdahl, S. B., & Simons, D. J. (2000). Change blindness blindness: the metacognitive error of overestimating change-detection ability. *Visual cognition*, 7 (1/2/3), 397-412.
- Lisman, J., & Buzsáki, G. (2008). A neural coding scheme formed by the combined function of gamma and theta oscillations. *Schizophrenia Bulletin*, 34 (5), 974-980.
- Lopes da Silva, F. H. (1991). Neural mechanisms underlying brain waves: from neural membranes to networks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 79, 81-93.
- Lorenzo-López, L., Gutiérrez, R., Moratti, S., Maestú, F., Cadaveira, F., & Amenedo, E. (2011). Age-related occipito-temporal hypoactivation during visual search: Relationships between mN2pc sources and performance. *Neuropsychologia*, 49, 858-865.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20 (5), 1000-1014.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 390, 279-281.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (1996). Word meanings can be accessed but not reported during the attentional blink. *Nature*, 383, 616-618.
- Macmillan, N. A., & Creelman, C. D. (1991). *Detection Theory: A User's Guide*. New York: Cambridge University Press.
- Makeig, S. (1993). Auditory event-related dynamics of the EEG spectrum and effects of exposure to tones. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 86, 283-293.
- Meltzer, J. A., Zaveri, H. P., Goncharova, I. I., Distasio, M. M., Papademetris, X., Spencer, S. S., y otros. (2008). Effects of working memory load on oscillatory power in human intracranial EEG. *Cerebral Cortex*, 18, 1843-1855.
- Missonier, P., Deiber, M. P., Gold, G., Millet, P., Gex-Fabry Pun, M., & Fazio-Costa, L. (2006). Frontal theta event-related synchronization: comparison of directed attention and working memory load effects. *Journal of Neural Transmission*, 113, 1477-1486.

- Morgan, S. T., Hansen, J. C., & Hillyard, S. A. (1996). Selective attention to stimulus location modulates the steady-state visual evoked potential. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 93, 4770-4774.
- Mukamel, R., Gelbard, H., Arieli, A., Hasson, U., Fried, I., & Malach, R. (2005). Coupling between neuronal firing, field potentials, and fMRI in human auditory cortex. *Science*, 309, 951-954.
- Niedeggen, M., Wichmann, P., & Stoerig, P. (2001). Change blindness and time to consciousness. *European Journal of Neuroscience*, 14 (10), 1719-26.
- Niedermeyer, E., & Lopes da Silva, F. (1999). *Electroencephalography: basic principles, clinical applications, and related fields*. Baltimore: Williams & Wilkins.
- Nunez, P. L., & Srinivasan, R. (2006). *Electric Fields of the Brain: The Neurophysics of EEG*. Oxford, NY: Oxford University Press.
- Nunez, P. L., Srinivasan, R., & Westdorp, A. F. (1997). EEG coherency I: statistics, reference electrode, volume conduction, laplacians, cortical imaging, and interpretation at multiple scales. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 103, 499-515.
- Oken, B. S., & Chiappa, K. H. (1986). Statistical issues concerning computerized analysis of brainwave topography. *Annals of Neurology*, 19, 493-497.
- Onton, J., Delorme, A., & Makeig, S. (2005). Frontal midline EEG dynamics during working memory. *Neuroimage*, 27 (2), 341-356.
- O'Regan, J. K. (1992). Solving the 'real' mysteries of visual perception: the world as an outside memory. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 46 (3), 461-88.
- O'Regan, J. K., Deubel, H., Clark, J. J., & Rensink, R. A. (2000). Picture changes during blinks: looking without seeing and seeing without looking. *Visual Cognition*, 7 (1/2/3), 191-211.
- O'Regan, J. K., Rensink, R. A., & Clark, J. J. (1999). Change blindness as a result of 'mudsplashes'. *Nature*, 398, 34.
- Palva, J. M., Palva, S., & Kaila, K. (2005). Phase synchrony among neuronal oscillations in the human cortex. *Journal of Neuroscience*, 25, 3962-3972.
- Pardo, J. V., Pardo, P. J., Janer, K. W., & Raichle, M. E. (1990). The anterior cingulate cortex mediates processing selection in the Stroop attentional conflict paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 87, 256-259.
- Pashler, H. (1988). Familiarity and visual change detection. *Perception & Psychophysics*, 41, 285-292.
- Pazo-Álvarez, P., Amenedo, E., & Cadaveira, F. (2004). Automatic detection of motion direction changes in the human brain. *European Journal of Neuroscience*, 19, 1978-1986.

Bibliografia

- Pazo-Álvarez, P., Cadaveira, F., & Amenedo, E. (2003). MMN in the visual modality: a review. *Biological Psychology*, 63, 199-236.
- Pessoa, L., & Ungerleider, L. G. (2004). Neural correlates of change detection and change blindness in a working memory task. *Cerebral Cortex*, 14, 511-520.
- Pestilli, F., & Carrasco, M. (2005). Attention enhances contrast sensitivity at cued and impairs it at uncued locations. *Vision Research*, 45 (14), 1867-75.
- Pfurtscheller, G. (1992). Event-related synchronization (ERS): An electrophysiological correlate of cortical areas at rest. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 83, 62-69.
- Pfurtscheller, G. (1977). Graphical display and statistical evaluation of event-related desynchronization (ERD). *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 43, 737-750.
- Pfurtscheller, G., & Klimesch, W. (1990). Topographical display and interpretation of event-related desynchronization during a visual-verbal task. *Brain Topography*, 3, 85-93.
- Pfurtscheller, G., & Lopes da Silva, F. (1999). EEG Event-related Desynchronization (ERD) and Event-related Synchronization (ERS). En E. Niedermeyer, & F. Lopes da Silva, *Electroencephalography: basic principles, clinical applications, and related fields* (págs. 15-27). Baltimore: Williams & Wilkins.
- Pfurtscheller, G., & Lopes da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: Basic principles. *Clinical Neurophysiology*, 110, 1842-1857.
- Pfurtscheller, G., Stancák, A., & Neuper, C. (1996). Event-related synchronization (ERS) in the alpha band-An electrophysiological correlate of cortical idling: a review. *International Journal of Psychophysiology*, 24, 39-46.
- Phillips, W. A. (1974). On the distinction between sensory storage and short-term visual memory. *Perception & Psychophysics*, 16, 368-373.
- Picton, T. W., Bentin, S., Berg, P., Donchin, E., Hillyard, S. A., & Johnson, R. (2000). Guidelines for using human event-related potentials to study cognition: Recording standards and publication criteria. *Psychophysiology*, 37, 127-152.
- Pisella, L., Berberovic, N., & Mattingley, J. B. (2004). Impaired working memory for location but not for colour or shape in visual neglect: a comparison of parietal and non-parietal lesions. *Cortex*, 40 (2), 379-390.
- Polich, J. (1986). Attention, probability, and task demands as determinants of P300 latency from auditory stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 63, 251-259.

- Polich, J. (1987). Task difficulty, probability, and inter-stimulus interval as determinants of P300 from auditory stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 68, 311-320.
- Polich, J., & Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: An integrative review. *Biological Psychology*, 41, 103-146.
- Pollmann, S., & Manginelli, A. A. (2009). Early implicit contextual change detection in anterior prefrontal cortex. *Brain Research*, 1263, 87-92.
- Pourtois, G., De Pretto, M., Hauert, C. A., & Vuilleumier, P. (2006). Time course of brain activity during change blindness and change awareness: Performance is predicted by neural events before change onset. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 2108-2129.
- Praamstra, P., Kourtis, D., Kwok, H. F., & Oostenveld, R. (2006). Neurophysiology of implicit timing in serial choice reaction-time performance. *The Journal of Neuroscience*, 26 (20), 5448-5455.
- Pringle, H. L., Irwin, D. E., Kramer, A. F., & Atchley, P. (2001). The role of attentional breadth in perceptual change detection. *Psychonomic Bulletin and Review*, 8 (1), 89-95.
- Pylyshyn, Z. W., & Storm, R. W. (1988). Tracking multiple independent targets: evidence for a parallel tracking mechanism. *Spatial Vision*, 3 (3), 179-97.
- Raghavachari, S., Kahana, M. J., Rizzuto, D. S., Caplan, J. B., Kirschen, M. P., & Bourgeois, B. (2001). Gating of human theta oscillations by a working memory task. *Journal of Neuroscience*, 21, 3175-3183.
- Rees, G., & Lavie, N. (2001). What can functional imaging reveal about the role of attention in visual awareness? *Neuropsychologia*, 39, 1343-1353.
- Rees, G., Kreiman, G., & Koch, C. (2002). Neural correlates of consciousness in humans. *Nature reviews*, 3, 261-270.
- Rensink, R. A. (2002a). Change detection. *Annual Review of Psychology*, 53, 245-277.
- Rensink, R. A. (2002b). Failure to see more than one change at a time. *Journal of Vision*, 2, 245a.
- Rensink, R. A. (1998). Mindsight: visual sensing without seeing. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 39, 631.
- Rensink, R. A. (2000b). Seeing, sensing and scrutinizing. *Vision Research*, 40, 1469-1487.
- Rensink, R. A. (2000a). The dynamic representation of scenes. *Visual Cognition*, 7, 17-42.
- Rensink, R. A., O'Regan, J. K., & Clark, J. J. (1997). To see or not to see: The need for attention to perceive changes in scenes. *Psychological Science*, 8, 368-373.

Bibliografía

- Rizzuto, D., Madsen, J. R., Bromfield, E. B., Schulze-Bonhage, A., Seelig, D., & Aschenbrenner-Sheibe, R. (2003). Reset of human neocortical oscillations during a working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 7391-7396.
- Rodríguez, E., George, N., Lachaux, J. P., Martinerie, J., Renault, B., & Varela, F. J. (1999). Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity. *Nature*, 397, 430-433.
- Routtenberg, A., & Taub, F. (1973). Hippocampus and superior colliculus: congruent EEG activity demonstrated by a simple measure. *Behavioral Biology*, 8 (6), 801-5.
- Rugg, M. D., & Dickens, A. M. (1982). Dissociation of alpha and theta activity as a function of verbal and visuo-spatial tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 53, 201-207.
- Rust, N. C., Mante, V., Simoncelli, E. P., & Movshon, J. A. (2006). How MT cells analyze the motion of visual patterns. *Nature Neuroscience*, 9 (11), 1421-31.
- Ruz, M., & Lupiáñez, J. (2002). A review of attentional capture: On its automaticity and sensitivity to endogenous control. *Psicológica*, 23, 283-309.
- Sarnthein, J., Petsche, H., Rappelsberger, P., Shaw, G. L., & von Stein, A. (1998). Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A*, 95, 7092-7096.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Gruber, W. R., & Birbaumer, N. (2008). Cross-frequency phase synchronization: a brain mechanism of memory matching and attention. *Neuroimage*, 40, 308-317.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Heise, K. F., Gruber, W. R., Hotz, E., Karim, A. A., y otros. (2009). Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity. *Current Biology*, 19, 1846-1852.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Schabus, M., & Doppelmayr, M. (2005). Fronto-parietal EEG coherence in theta and upper alpha reflect central executive functions of working memory. *International Journal of Psychophysiology*, 57, 97-108.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Stadler, W., Schabus, M., Doppelmayr, M., Hanslmayr, S., y otros. (2005). A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. *European Journal of Neuroscience*, 22, 2917-2926.
- Schacter, D. L. (1977). EEG theta waves and psychological phenomena: a review and analysis. *Biological Psychology*, 5, 47-83.
- Schankin, A., & Wascher, E. (2007). Electrophysiological correlates of stimulus processing in change blindness. *Experimental Brain Research*, 183 (1), 95-105.
- Schmiedt, C., Meistrowitz, A., Schwendemann, G., Herrmann, M., & Basar-Eroglu, C. (2005). Theta and alpha oscillations reflect differences in memory strategy and visual

- discrimination performance in patients with Parkinson's disease. *Neuroscience Letters* , 388, 138-143.
- Scholl, B. J. (2000). Attenuated change blindness for exogenously attended items in a flicker paradigm. *Visual Cognition* , 7, 377-396.
- Schroeder, C. D., & Lakatos, P. (2009). Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. *Trends in Neuroscience* , 32, 9-18.
- Sederberg, P. B., Kahana, M. J., Howard, M. W., Donner, E. J., & Madsen, J. R. (2003). Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall. *Journal of Neuroscience* , 23, 10809-10814.
- Sederberg, P. B., Schulze-Bonhage, A., Madsen, J. R., Bromfield, E. B., McCarthy, D. C., Brandt, A., y otros. (2007). Hippocampal and neocortical gamma oscillations predict memory formation in humans. *Cerebral Cortex* , 17, 1190-1196.
- Siegel, M., Donner, T. H., Oostenveld, R., Fries, P., & Engel, A. K. (2008). Neuronal synchronization along the dorsal visual pathway reflects the focus of spatial attention. *Neuron* , 60, 709-719.
- Simons, D. J. (2000). Current approaches to change blindness. *Visual Cognition* , 7, 1-15.
- Simons, D. J., & Chabris, C. F. (1999). Gorillas in our midst: sustained inattention blindness for dynamic events. *Perception* , 28 (9), 1059-74.
- Simons, D. J., & Levin, D. T. (1997). Change blindness. *Trends in Cognitive Sciences* , 1, 261-267.
- Simons, D. J., & Levin, D. T. (1998). Failure to detect changes to people during a real-world interaction. *Psychonomic Bulletin and Review* , 5 (4), 644-649.
- Simons, D. J., & Rensink, R. A. (2005). Change blindness: past, present and future. *Trends in cognitive Sciences* , 9 (1), 16-20.
- Simons, D. J., Chabris, C. F., Schnur, T., & Levin, D. T. (2002). Evidence for preserved representations in change blindness. *Consciousness and Cognition* , 11, 78-97.
- Simons, D. J., Franconeri, S. L., & Reimer, R. L. (2000). Change blindness in the absence of a visual disruption. *Perception* , 29 (10), 1143-54.
- Slawinska, U., & Kasicki, S. (1995). Theta-like rhythm in depth EEG activity of hypothalamic areas during spontaneous or electrically induced locomotion in the rat. *Brain Research* , 678, 117-126.
- Smilek, D., Eastwood, J. D., & Merikle, P. M. (2000). Does unattended information facilitate change detection? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* , 26, 480-487.
- Smith, E. E., & Jonides, J. (1999). Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science* , 283, 1657-1661.

Bibliografia

- Sperling, G. (1960). The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs*, 74, 1-29.
- Steriade, M., Gloor, P., Llinas, R. R., Lopes da Silva, F. H., & Mesulam, M. M. (1990). Basic mechanisms of cerebral rhythmic activities. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 76, 481-508.
- Tallon-Baudry, C. (2009). The roles of gamma-band oscillatory synchrony in human visual cognition. *Frontiers in Bioscience*, 14, 321-332.
- Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 151-162.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., & Fischer, C. (2001). Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short-term memory maintenance. *Journal of Neuroscience*, 21, RC177:1-5.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1997). Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. *The Journal of Neuroscience*, 17, 722-734.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Henaff, M. A., Isnard, J., & Fischer, C. (2005). Attention modulates gamma-band oscillations differently in the human lateral occipital cortex and fusiform gyrus. *Cerebral Cortex*, 15, 654-662.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Peronnet, F., & Pernier, J. (1998). Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *Journal of Neuroscience*, 18, 4244-4254.
- Tallon-Baudry, C., Mandon, S., Freiwald, W. A., & Kreiter, A. K. (2004). Oscillatory synchrony in the monkey temporal lobe correlates with performance in a visual short-term memory task. *Cerebral Cortex*, 14, 713-720.
- Tesche, C. D., & Karhu, J. (2000). Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 97 (2), 919-924.
- Tesche, C. D., & Karhu, J. (2000). Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 97, 919-924.
- Thompson, K. G., Bichot, N. P., & Schall, J. D. (2001). From attention to action in frontal cortex. En J. Braun, C. Koch, & J. L. Davis, *Visual Attention and Cortical Circuits*. Cambridge, MA: Bradford books, MIT Press.
- Thornton, I. M., & Fernández-Duque, D. (2000). An implicit measure of undetected change. *Spatial Vision*, 14 (1), 21-44.
- Thornton, I. M., & Fernández-Duque, D. (2002). Converging evidence for the detection of change without awareness. En J. Hyöna, D. P. Munoz, W. Heide, & R. Radach, *Progress in Brain Research* (Vol. 140).

- Thut, G., Nietzel, A., Brandt, S. A., & Pascual-Leone, A. (2006). Alpha-band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *Journal of Neuroscience*, 26, 9494-9502.
- Thut, G., Nietzel, A., Brandt, S., & Pascual-Leone, A. (2006). Alpha-band electroencephalographic (EEG) activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *Journal of Neuroscience*, 26, 9494-9502.
- Tononi, G., Sporns, O., & Edelman, G. M. (1994). A measure for brain complexity: relating functional segregation and integration in the nervous system. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91 (11), 5033-5037.
- Tuladhar, A. M., Huurne, N. T., Schoffelen, J. M., Maris, E., Oostenveld, R., & Jensen, O. (2007). Parieto-occipital sources account for the increase in alpha activity with working memory load. *Human Brain Mapping*, 28, 785-792.
- Turatto, M., Angrilli, A., Mazza, V., Umiltà, C., & Driver, J. (2002). Looking without seeing the background change: electrophysiological correlates of change detection versus change blindness. *Cognition*, 84, B1-B10.
- Turatto, M., Sandrini, M., & Miniussi, C. (2004). The role of the right dorsolateral prefrontal cortex in visual change awareness. *Neuroreport*, 15 (16), 2549-52.
- Varela, F., Lachaux, J.-P., Rodríguez, E., & Martinerie, J. (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nature Neurosciences Reviews*, 2, 229-239.
- Vogel, E. K., & Machizawa, M. G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, 428, 748-751.
- Vogel, E. K., Woodman, G. F., & Luck, S. J. (2006). The time course of consolidation in visual working memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32, 1436-1451.
- von Stein, A., & Sarnthein, J. (2000). EEG frequency and the size of cognitive neuronal assemblies. *Behavioural and Brain Sciences*, 23, 413-437.
- Werner, S., & Thies, B. (2000). Is 'Change Blindness' attenuated by domain-specific expertise? An expert-novices comparison of change detection in football images. *Visual Cognition*, 7 (1/2/3), 163-173.
- Wilenius-Emet, M., Revonsuo, A., & Ojanen, V. (2004). An electrophysiological correlate of human visual awareness. *Neuroscience Letters*, 354, 38-41.
- Wilken, P., & Ma, W. J. (2004). A detection theory account of change detection. *Journal of Vision*, 4, 1120-1135.
- Williams, P., & Simons, D. J. (2000). Detecting changes in novel, complex three-dimensional objects. *Visual Cognition*, 7 (1-3), 297-322.

Bibliografía

- Wilson, F. A., O'Scalaidhe, S. P., & Goldman-Rakic, P. S. (1993). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, 260, 1955-1958.
- Womelsdorf, T., Fries, P., Mitra, P. P., & Desimone, R. (2006). Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. *Nature*, 439 (9), 733-736.
- Worden, M. S., Foxe, J. J., Wang, N., & Simpson, G. V. (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex. *The Journal of Neuroscience*, 20, RC63.
- Yantis, S. (1996). Attentional capture in vision. En A. Kramer, M. Coles, & G. Logan, *Converging operations in the study of selective visual attention* (págs. 45-76). Washington, DC: American Psychological Association.
- Yordanova, J., & Kolev, V. (1998). Single-sweep analysis of the theta frequency band during an auditory oddball task. *Psychophysiology*, 35, 116-126.

IX. ANEXOS.

1. Artículo con los contenidos fundamentales de este trabajo.

Darriba, Á, Pazo-Álvarez, P, Capilla, A & Amenedo, E. *Oscillatory Brain Activity in the Time Frequency Domain Associated to Change Blindness and Change Detection Awareness*. Journal of Cognitive Neuroscience. En prensa.

Oscillatory Brain Activity in the Time Frequency Domain Associated to Change Blindness and Change Detection Awareness

Álvaro Darriba¹, Paula Pazo-Álvarez¹, Almudena Capilla^{2,3},
and Elena Amenedo¹

Abstract

■ Despite the importance of change detection (CD) for visual perception and for performance in our environment, observers often miss changes that should be easily noticed. In the present study, we employed time–frequency analysis to investigate the neural activity associated with CD and change blindness (CB). Observers were presented with two successive visual displays and had to look for a change in orientation in any one of four sinusoid gratings between both displays. Theta power increased widely over the scalp after the second display when a change was consciously detected. Relative to no-change and CD, CB

was associated with a pronounced theta power enhancement at parietal-occipital and occipital sites and broadly distributed alpha power suppression during the processing of the prechange display. Finally, power suppressions in the beta band following the second display show that, even when a change is not consciously detected, it might be represented to a certain degree. These results show the potential of time–frequency analysis to deepen our knowledge of the temporal course of the neural events underlying CD. The results further reveal that the process resulting in CB begins even before the occurrence of the change itself. ■

INTRODUCTION

The ability to detect changes is central for visual perception and for performance in our environment. However, sometimes observers fail to see the changes that should be easily noticed. This phenomenon is known as change blindness (CB; Rensink, O'Regan, & Clark, 1997) and reveals that the conscious representation of our visual surroundings presents important limitations. Given that the same unnoticed changes can be readily detected once attention is drawn to them, it has been suggested that attention is crucial to change awareness (Landman, Spekreijse, & Lamme, 2003; O'Regan, Rensink, & Clark, 1999; Rensink et al., 1997). This hypothesis is supported by findings showing that changes are more likely to be detected when they take place in objects that, because of their salience or semantic relevance, receive preferential attention in a scene. fMRI studies indicating that activity in brain networks involved in the control of attention correlates with conscious change detection (CD) provide further support to this claim (Pessoa & Ungerleider, 2004; Beck, Rees, Frith, & Lavie, 2001).

Attention can be engaged via either bottom–up or top–down mechanisms. Under normal circumstances, changes in visual scenes usually produce motion transients, which automatically capture attention in a bottom–up way and

facilitate the conscious detection of the change. However, when these transients are absent or masked by their simultaneous occurrence with visual disruptions such as blank intervals (Rensink et al., 1997), eye blinks (Rensink, 2000), saccades (Grimes, 1996), or “mudsplashes” (O'Regan et al., 1999), even prominent and previously anticipated changes can go undetected (Rensink, 2000). Under such circumstances, change awareness is thought to rely on the efficiency of voluntary (top–down) attention mechanisms actively looking for a change within the postchange scene (Simons, 2000). This search requires a comparison process between the pre- and postchange displays in which observers must have represented the original scene in enough detail to notice that something has changed. Therefore, CB could have different causes and affect different stages of the processing of a visual scene. A deficient or inadequate memory encoding of any of the two displays or a failure in the comparison process itself in spite of both scenes being represented in detail may lead to CB (Simons, 2000). Consequently, attention deployment on each display would be critical for CD, as it would be needed to encode the identity of objects in memory across time (Rensink et al., 1997). However, several studies have pointed out that attention may not guarantee CD (O'Regan et al., 2000; Levin & Simons, 1997). The mode in which observers employ their top–down resources, which as such are volitive and could vary as a function of their interests or strategies, must be adequate for the task performed. Most CB paradigms

¹University of Santiago de Compostela, ²Autonoma University of Madrid, ³University of Glasgow

differ from everyday conditions in that observers usually know that a change is about to occur and apply top-down resources to its detection. This particularly affects the way in which the prechange scene is observed. Attention facilitates both the memory encoding of the prechange scene and the reading of its trace to compare it with the changed display. According to CB models (Rensink, 2000), little visual information is usually encoded as we observe our environment. Thus, in the absence of transient signals, an unexpected change could only be consciously detected if it occurred in an object that has previously captured attention and has subsequently been encoded into memory. In CB experiments, however, observers deliberately attempt to encode the prechange scene into their working memory (WM) in the best possible way, as this representation must be held and compared with the changed scene. Changes in objects that have not been encoded may pass unnoticed. Because WM capacity is limited and the prechange display may not be available for sufficient amount of time to allow a thorough encoding of it, the mode in which resources are applied on the prechange scene may be critical for CD.

However, most of the studies have restricted their interest to the processes involved once the change has already occurred. Because many of them have relied on behavioral measures, the role of the activity related to the processing of the prechange display remains largely unknown. Analysis of overt behavior is limited by the fact that participants' response is the final output of a series of cognitive processes, and behavioral measures alone cannot distinguish between them. This is also partially true for hemodynamic measures. In recent years, several neuro-image studies have provided important insight into the CB phenomenon by showing the involvement of brain areas commonly associated with the control of attention in the CD process (Pessoa & Ungerleider, 2004; Beck et al., 2001). These findings have been later supported by evidence from TMS (rTMS) experiments (Beck, Muggleton, Walsh, & Lavie, 2006) and have largely contributed to stress the role of attention in CD. However, the limited temporal resolution of these techniques does not provide precise information about the time course of the CD process, so conclusions on the role of the activity associated to the processing of the prechange scene cannot be drawn.

Electrophysiological measures (ERPs, ERP), which overcome these restrictions by virtue of their high temporal resolution, have found electrophysiological indices of CD (Pourtois, De Preto, Hauert, & Vuilleumier, 2006; Eimer & Mazza, 2005; Koivisto & Revonsuo, 2003, 2005), but only a few works have included into their analysis of the activity related to the processing of the prechange display (Pourtois et al., 2006; Koivisto & Revonsuo, 2005). Although these studies provide some indication about how this activity may affect the CD process, their results are in disagreement with each other, so the issue of prechange activity remains an open question.

The present study was conducted to shed further light on the processes responsible for CB and, in particular, on

the role of the activity previous to the occurrence of a change. In the main experiment, we recorded EEG while participants performed a one-shot CD task (Phillips, 1974) wherein each trial consisted of a sequence of two successive displays, each with four sinusoidal gratings, separated by a blank screen. The change, when present, consisted of any of the gratings changing its orientation. We included into the analyses the whole sequence of stimuli, with the purpose of gaining insight into the time course of neural events underlying CB and CD. In addition, time-frequency (TF) analysis was used to achieve a more complete description of those events. In classic time-amplitude analysis, stimulus-induced activities, which appear with a jitter in latency from one trial to the next, tend to disappear when averaged. Thus, only evoked activities, phase-locked to a stimulus, remain available for analysis. TF analysis, in which power is computed on each single trial and then averaged, provides information on both evoked and induced activities (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999).

A second goal of this experiment was to investigate the question of implicit CD. This term refers to the notion of changes in the environment being implicitly represented by the visual system, even when observers report not to have perceived them. Several studies have shown evidence of unaware changes influencing subsequent behavior. However, with a few exceptions (Kimura, Katayama, & Ohira, 2008; Laloyaux, Destrebecqz, & Cleeremans, 2006; Fernandez-Duque, Grossi, Thornton, & Neville, 2003), most electrophysiological studies have not found any marker of implicit CD (Pourtois et al., 2006; Eimer & Mazza, 2005; Koivisto & Revonsuo, 2003).

In addition, to clarify the meaning of the modulations in the oscillatory activity found in the main experiment, we recorded the EEG from a subset of the original group of participants while they performed a modified version of the CB task that included two different WM load conditions. On each trial they were presented with a brief bilateral array of gratings and were asked to look for a change in only one hemifield, which was indicated with an arrow. The details of this experiment are explained in more detail below.

EXPERIMENT 1

Methods

Participants

Thirty right-handed healthy volunteers gave their written consent to participate in the experiment and received monetary compensation for their participation. Nine participants were disregarded because of an insufficient number of trials in some conditions, which lead to an unacceptable signal to noise ratio. Thus, 21 participants (eight men, mean age = 24.67 years, *SD* = 5.34 years, range = 19–34 years) remained in the sample. All of them reported no history of neurological or psychiatric disorders and having normal or corrected-to normal vision.

Stimuli and Procedure

Participants were seated in an electrically shielded, sound attenuated, and dimly lit room at a viewing distance of 100 cm from a 21-in. video CRT monitor (1024×768 at 70 Hz), with a response pad under their hands. Stimuli consisted of displays containing four sinusoidal gratings (25% contrast, 2.6 cpd, 1° visual angle, 3.5 cd/m^2), each one oriented either vertically or horizontally, displayed on a gray background (2.85 cd/m^2), and located at a distance of 5° from a central fixation cross, which subtended $0.5^\circ \times 0.5^\circ$. The fixation point remained continuously present until the second display disappeared.

We employed a one-shot CD paradigm (Phillips, 1974). On each trial, two displays (S1, S2) were presented successively for 133 msec each and separated by an empty interval of 665 msec. The experiment consisted of 20 blocks, with 32 trials per block. On 16 trials per block, both displays were identical (no-change trials). On the remaining 16 trials, any one of the four gratings was replaced by a 90° rotated grating, whereas the other three remained identical across displays (change trials). Changes on any item occurred in random order and with equal probability. Change and no-change trials were randomly intermingled. Stimuli display and behavioral response collection were carried out using Presentation® software.

Participants were given verbal instructions to maintain their gaze on the central fixation cross and to report whether they had noticed a change between the two displays by pressing the key under their left or right hand at the end of each trial, when a question mark appeared on the screen. This led to four potential conditions: CD, CB, no-change correct (NCC), and false alarm (FA). Assignment of response buttons was counterbalanced across subjects. After this response was given, a four-point scale appeared on the screen asking subjects about the confidence degree they had in their response (low, medium-low, medium-high, and high). Participants answered by pressing one of four keys in their response pad. Intertrial interval was 2000 msec. Before carrying out the task with simultaneous ERP recording, subjects performed some test trials to check that they understood instructions correctly. Participants were allowed short, self-paced breaks between blocks.

Electrophysiological Recording

Continuous EEG data (0.05–100 Hz bandpass; 50 Hz notch filtered) were collected using BrainAmp amplifiers (Brain Products, Munich, Germany) from 60 scalp sites using sintered Ag–AgCl electrodes mounted on an elastic cap (EASYCAP, Herrsching-Breitbrunn, Germany) at a sampling rate of 500 Hz with a 10-k amplification. EEG electrodes were placed following the extended 10–20 position system (Fp1, Fp2, AF7, AF3, AFz, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1,

CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2) and were referenced to the tip of the nose. Four additional electrodes were placed above and below the left eye and on the outer canthi of both eyes to monitor blinks and eye movements. A single ground electrode was attached at the nasion. Sensor impedances were kept below 10 k Ω .

Spectral Analysis of the Oscillatory Activity

Data from all conditions were epoched into segments of 4198 msec (–1500 to 2698 msec relative to S1 presentation) and merged together for each subject. Before the spectral analyses, artifacts were removed using EEGLAB v6.0b (Delorme & Makeig, 2004), a freely available open source software toolbox (Swartz Center for Computational Neurosciences, La Jolla, CA; www.sccn.ucsd.edu/eeGLAB) running under Matlab 7.5 (MathWorks, Inc., Natick, MA) in the following way. First, epochs containing non-stereotyped artifacts (e.g., cable movement, swallowing) were manually removed, whereas epochs containing repeatedly occurring, stereotyped artifacts (e.g., eye blinks, muscle artifact, etc.) were kept. Then, extended infomax-independent component analysis (ICA; Lee, Girolami, & Sejnowski, 1999; Bell & Sejnowski, 1995) was applied individually for each subject, using a weight change of $<10^{-7}$ or 512 iterations as a stop criterion. Component activations were subsequently assessed and categorized as brain activity or nonbrain artifact (e.g., muscle, electrode artifact, or eye movement activity) by visual inspection based on their scalp topographies, time courses, ERP image, and activation spectra. After identification of components constituting artifacts, individual EEG data containing all conditions were reconstructed without those components. Finally, epochs corresponding to each experimental condition were extracted from ICA-pruned data for each subject.

To make comparisons between conditions, the number of trials containing a correct response (CD, NCC) was adjusted for each subject to be similar to that containing CB. Trials on those conditions were randomly selected. This procedure resulted in 96.9 trials per condition for each subject on average. Owing to its particularly low rate, the FA condition was discarded from subsequent analyses, as it was not possible to have a number of trials for every participant comparable to that from the other three conditions.

All the subsequent TF analyses were performed using also the EEGLAB software. Spectral changes in oscillatory activity were analyzed using a wavelet transform, which provides a good compromise between time and frequency resolution (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999). Trial-by-trial TF analysis was computed for every subject, condition, and sensor separately by a Morlet wavelet transform with linearly increased cycles (Delorme & Makeig, 2004), from two cycles for the lowest frequency (2 Hz) to 15 cycles for the highest frequency (30 Hz) analyzed (step size, 0.5 Hz).

Changes in event-related spectral power response were computed by the Event-Related Spectral Perturbation (ERSP) index (Delorme & Makeig, 2004). Significant changes in ERSP are reflected by mean TF power values that exceed the significant cut-off threshold extracted from the baseline period. To determine the threshold significance of ERSP, bootstrap distributions ($p < .01$), extracted randomly from baseline data (-1500 msec) and applied 200 times, were used (Delorme & Makeig, 2004).

Statistical Analyses of Oscillatory Activity

Statistical analyses were carried out on a time interval ranging from 0 to 1600 msec relative to the onset of S1 and divided for analysis purposes in 26 time windows of equal length (approximately 60 msec each). Neighboring electrodes were combined into topographical ROIs to keep statistical power (Oken & Chiappa, 1986).

To differentiate the activity related to CD from that related to CB, we compared trials containing a change as a function of whether participants reported to be aware of it (CD trials) or reported not to have seen it (CB trials). These two types of trials differ with respect to participants' reported change awareness but are equivalent with respect to the actual occurrence of a change. Thus, differences between these trials might reflect neural processes responsible for CD (Eimer & Mazza, 2005). To ensure that these differences were not simply because of the production of a correct response, we also included trials where observers correctly reported that no change had occurred (NCC trials). This also allowed us to explore the possible existence of implicit CD by comparing CB and NCC trials, which are equivalent with respect to the participants' reported change unawareness but different with respect to the physical presence of a change.

Time and frequency windows chosen for the analyses were selected based on the bootstrap distributions figures previously used to determine the significance of the ERSP measures (Digiacomo, Marco-Pallarés, Flores, & Gómez, 2008). Two-factor repeated measures ANOVAs were performed on each TF window, with "condition" (CD, CB, NCC) and "electrode" (frontal-central including F3/4, Fz, FC3/4, and FCz; frontal-parietal including F3/4, Fz, FC3/4, FCz, P3/4, and Pz; and parietal-occipital including PO7/8, O1/2, and Oz) as factors (Kiebel, Tallon-Baudry, & Friston, 2005). This analysis included all participants' pooled trials under the three different conditions. p Values were calculated by using the Greenhouse-Geisser correction when appropriate. All comparisons were Bonferroni corrected.

Event-related Potentials Analyses

For ERP analysis, the ICA-corrected epochs were low-pass filtered at 20 Hz with a finite impulse response filter and averaged. The baseline was designated from -100 to 0 msec. Differences between conditions were analyzed by comparing mean amplitude values in selected time

windows (90–130 msec for P1, 160–200 msec for N1, and 480–800 for P3) at adjacent electrode positions. Repeated measures ANOVAs were performed using a Greenhouse-Geisser correction for nonsphericity when required. Bonferroni adjustment was applied to the comparisons.

Horizontal EOG Analyses

Fixation at the center of the screen was continuously monitored by horizontal EOG (HEOG) during execution of the peripheral CD task. To check whether EOG significant effects could be observed among conditions that could potentially add eye-movement-related artifacts to the data, additional analyses were performed. For each condition, we calculated the average eye position measured by the horizontal EOG during 18 successive bins of 100 msec from 0 to 1800 msec post-S1 onset that covered the whole trial (S1, ISI blank, S2). A repeated measures ANOVA with two factors: Condition (3) \times Time bins (18) was conducted on these data.

Results

Behavioral Results

Overall, our task was successful in achieving an adequate proportion of trials where a change was missed (CB rate = 32.39%), whereas FAs remained relatively rare when no change occurred (17.07%). These results allowed us to have, for each condition of interest (CD, CB, NCC), a number of trials sufficient to perform the subsequent TF analyses and make comparisons between conditions. As established before, FA condition was not included into analyses because the number of trials available was too small. To ascertain that there were no significant differences between conditions in relation to the confidence ratings, three-factor repeated measures ANOVA [change (change/no-change), response (correct/incorrect), confidence (high, medium-high, medium-low, low)] was performed on behavioral data. Results from this ANOVA showed neither significant main effect of the factor "confidence" [$F(3, 60) = 0.851, p = .471$] nor significant interactions between factors Change \times Confidence [$F(3, 60) = 0.801, p = .498$] or Response \times Confidence [$F(3, 60) = 1.898, p = .097$]. Because no differences were found and separating the trials for each condition in relation to the degree of confidence would lead to excessive fragmentation of the data, confidence ratings were not included as a factor in subsequent ERP and TF analyses.

TF Results

Figure 1 shows the TF spectra averaged across subjects at midline electrodes Fz, Cz, Pz, and Oz for the three conditions under study (CD, CB, NCC). The grand-average ERPs are shown below the TF plots corresponding to Fz and Oz positions.

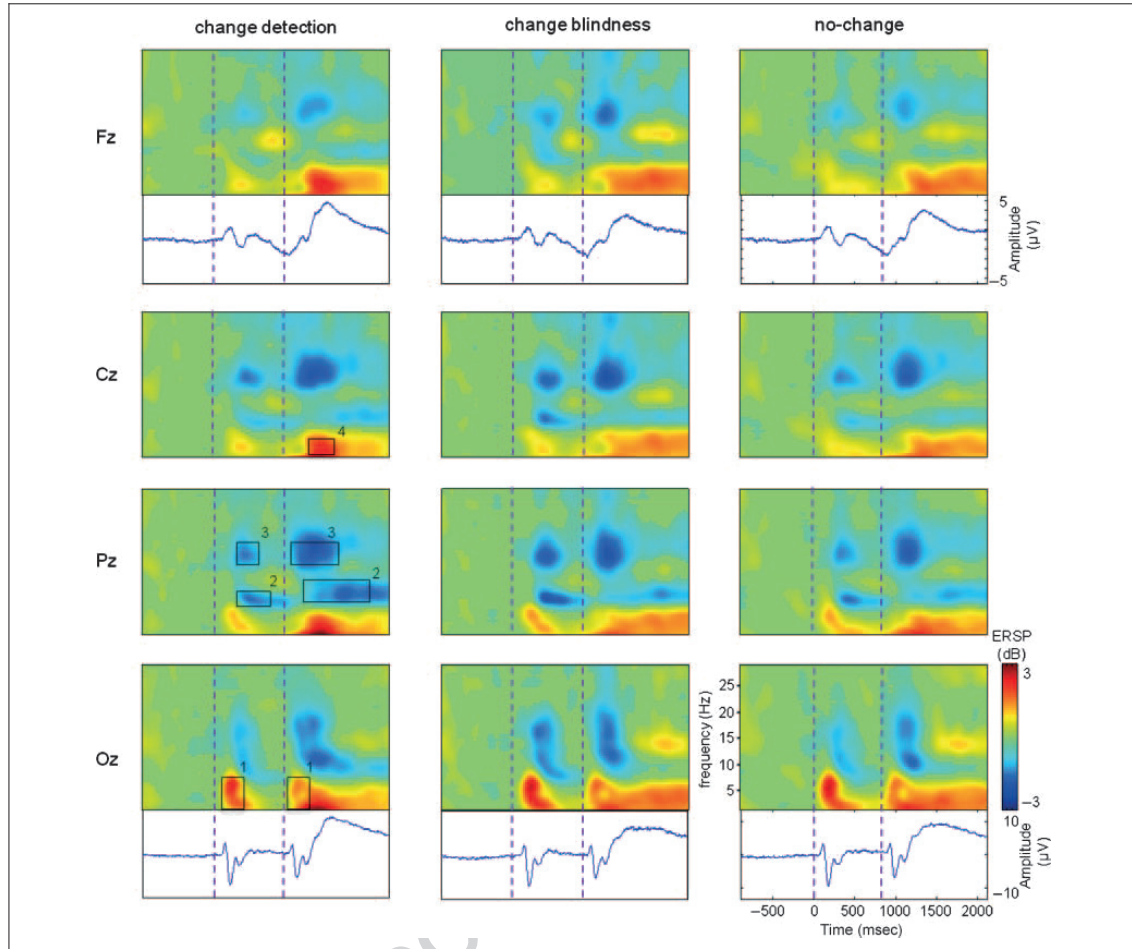


Figure 1. TF analysis in a 2- to 30-Hz frequency range at midline electrodes Fz, Cz, Pz, and Oz, grand-averaged across subjects. Results are baseline corrected (–1500 to 0 msec), producing negative and positive values (areas in blue and red, respectively). There is a transient theta component (3–8 Hz) of largest power at Oz, following the presentation of S1 (50–375 msec post-S1) and S2 (50–375 msec post-S2) (1). There are also power suppressions in the alpha (8–15 Hz) (2) and lower beta (15–20 Hz) (3) bands following the presentation of both S1 and S2 displays. These reductions are transient in the beta band (150–500 msec post S1 and 150–500 msec post-S2) at every location, but they are more sustained in the alpha band, especially at central and parietal locations. Finally, a sustained power increase in the theta band can be seen starting 300 msec after the onset of S2 and lasting until the end of the epoch (4). ERP waveforms corresponding to positions Fz and Oz sites are represented under their respective TF images.

The representation of TF power averaged across single trials showed the existence of a broadly distributed transient power increase in the theta range (3–8 Hz) following the presentation of both S1 (≈50–375 msec post-S1) and S2 (≈50–375 msec post-S2). Also in response to the presentation of each display, results showed power suppressions in the alpha and lower beta bands (8–20 Hz, ≈150–500 msec post-S1 and 8–20 Hz, ≈150–500 msec post-S2) widely distributed over the scalp. Finally, a more sustained power increase was observed in the theta band (3–8 Hz), beginning approximately 300 msec after the onset of S2 and lasting until the end of the epoch. All these oscillatory components were observed for every condition.

Repeated measures ANOVAs executed on TF windows showed that CB trials began to differ from CD and NCC conditions as early as a few hundred milliseconds after S1 onset, that is, even before the occurrence of a change (see Figure 2). First, a highly significant main effect of condition was found in the theta band (3–5 Hz) at posterior locations in two consecutive time windows, 180–242 msec [$F(2, 40) = 11.51, p = .001$] and 242–304 msec post-S1 [$F(2, 40) = 7.56, p = .002$] because of more pronounced power enhancement for CB relative to CD and NCC (see Table 1 for Bonferroni post hoc comparisons). No differences were found between these two latter conditions. Second, an equally high significant effect of condition was

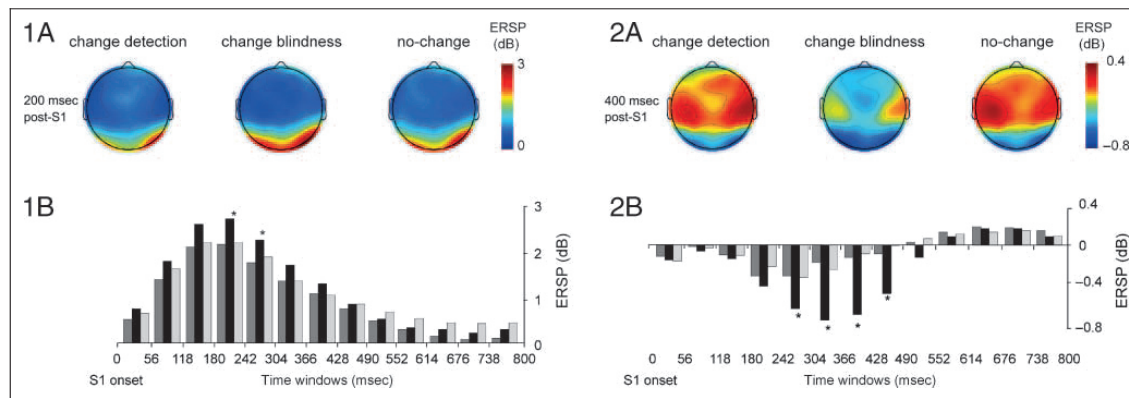


Figure 2. Illustration of the differences found in the prechange theta and alpha bands effects, marked as (1) and (2), respectively, in Figure 1. (1A) Topographic maps of TF energy at 200 msec post-S1 onset averaged across single trials in the 3–5 Hz frequency range, showing the posterior distribution of the transient theta component, larger in the CB condition. (1B) Estimated marginal means of power for the parietal-occipital electrode cluster (PO7, PO8, O1, Oz, O2), in the same frequency range, for the time windows analyzed following the onset of S1. Asterisks indicate the time windows in which power was significantly higher for the CB (black bars) condition than for the CD (dark gray bars) and NCC (light gray bars) conditions. (2A) Topographic maps of TF energy at 400 msec post-S1 onset averaged across single trials in the 13–15 Hz frequency range, showing the frontal-parietal distribution of the transient alpha component (number 2 in Figure 1), larger in the CB condition. (2B) Estimated marginal means of power for the frontal-parietal electrode cluster (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) in the same frequency range for the time windows analyzed following the onset of S1. Asterisks indicate the time windows in which power was significantly higher for the CB (black bars) condition than for the CD (dark gray bars) and NCC (light gray bars) conditions.

Table 1. Results of the Repeated Measures ANOVAs (Condition \times Electrode) Performed on the TF Data Showing the Main Effect of the Factor Condition on Prechange Theta, Prechange Alpha, Postchange Theta, and Postchange Beta

		Main Effect “Condition”		Bonferroni Post hoc Adjustment	
Prechange Theta		<i>F</i> (2, 40)	<i>p</i>	<i>ERSP</i> (CB) > <i>ERSP</i> (CD)	<i>ERSP</i> (CB) > <i>ERSP</i> (NCC)
PO7, PO8, O1, Oz, O2 (3–5 Hz)	180–242 msec post-S1	11.51	<.001	<i>p</i> < .003	<i>p</i> < .028
	242–304 msec post-S1	7.56	<.002	<i>p</i> < .013	<i>p</i> < .013
Prechange Alpha		<i>F</i> (2, 40)	<i>p</i>	<i>ERSP</i> (CB) < <i>ERSP</i> (CD)	<i>ERSP</i> (CB) < <i>ERSP</i> (NCC)
F3/4, Fz, C3/4, Cz, P3/4, Pz (13–15 Hz)	304–366 msec post-S1	7.87	<.005	<i>p</i> < .004	<i>p</i> < .017
	366–428 msec post-S1	9.64	<.003	<i>p</i> < .003	<i>p</i> < .004
	428–490 msec post-S1	6.12	<.014	<i>p</i> < .033	<i>p</i> < .016
Postchange Theta		<i>F</i> (2, 40)	<i>p</i>	<i>ERSP</i> (CD) > <i>ERSP</i> (CB)	<i>ERSP</i> (CD) > <i>ERSP</i> (NCC)
F3/4, Fz, C3/4, Cz, P3/4, Pz (3–5 Hz)	304–366 msec post-S2	13.04	<.001	<i>p</i> < .001	<i>p</i> < .003
	366–428 msec post-S2	19.75	<.001	<i>p</i> < .001	<i>p</i> < .002
	428–490 msec post-S2	15.37	<.001	<i>p</i> < .001	<i>p</i> < .006
	490–552 msec post-S2	10.44	<.001	<i>p</i> < .001	<i>p</i> < .023
	552–614 msec post-S2	6.48	<.004	<i>p</i> < .003	<i>p</i> < .05
Postchange Beta		<i>F</i> (2, 40)	<i>p</i>	<i>ERSP</i> (CD) < <i>ERSP</i> (NCC)	<i>ERSP</i> (CB) < <i>ERSP</i> (NCC)
F3/4, Fz, FC3/4, FCz (15–17 Hz)	118–180 msec post-S2	5.38	<.034	<i>p</i> < .049	<i>p</i> < .025

The table shows the *F* and *p* values for the main effect of condition (third and fourth columns), the electrode locations, frequency bands (first column) and time windows (second column) in which these effects were significant, and the post hoc Bonferroni corrected *p* values for multiple comparisons (fifth and sixth columns).

found in the alpha band (13–15 Hz) at frontal, central, and parietal locations in three consecutive time windows, 304–366 msec [$F(2, 40) = 7.87, p = .005$], 366–428 msec [$F(2, 40) = 9.64, p = .003$], and 428–490 msec [$F(2, 40) = 6.12, p = .014$] post-S1, owing to more pronounced power suppression for CB relative to CD and NCC (see Table 1). Again, no significant differences were found between CD and NCC. This power suppression is in accordance to the typical time course of the alpha power decrease in response to a stimulus, which depends largely on the type of task, frequency band, and stimulation but typically shows a comparatively late onset at about 200 msec poststimulus and a peak around 350–650 msec (Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007). EEG theta power increase associated with a simultaneous alpha power decrease during the initial stages of information processing have been reported (Gruber, Klimesch, Sauseng, & Doppelmayr, 2005; Klimesch et al., 2004). Both EEG features have been proved to be sensitive to variations in the amount of resources involved in a task.

S2 onset was followed by more significant differences between conditions. A highly significant main effect of condition was found in the theta band (3–5 Hz) at frontal, central, and parietal locations in five consecutive time windows, 304–366 msec [$F(2, 40) = 13.04, p = .001$], 366–428 msec [$F(2, 40) = 19.75, p = .001$], 428–490 msec [$F(2, 40) = 15.37, p = .001$], 490–552 msec [$F(2, 40) = 10.44, p = .001$], and 552–614 msec [$F(2, 40) = 6.48, p = .004$] post-S2, because of more pronounced power enhancement for CD relative to CB and NCC (see Figure 3 and Table 1). These latter conditions did not differ significantly.

Finally, trials containing a change, whether detected or not, showed a higher power decrease in response to S2 at frontal locations than no-change trials (see Figure 4).

This was reflected by a significant main effect of condition found in a TF window from 15 to 17 Hz and between 118 and 180 msec post-S2 [$F(2, 40) = 5.38, p = .034$] because of more pronounced power decrease for CD and CB relative to NCC. Post hoc analyses did not reveal differences between CD and CB (see Table 1).

Event-related Potentials Results

The visual evoked potentials elicited by the first display (S1) were dominated by a positive (P1, ~120 msec) and a negative (N1, ~180 msec) deflection, both prominent at occipital and parietal-occipital electrodes. Similar components emerged after S2 onset, and in this case, they were followed by an additional large positivity (P3, 500–800 msec), maximal at parietal-occipital sites.

S1-ERP results. For the P1 and N1 components evoked by S1, separate Condition (CD, NCC, CB) \times Hemisphere (left, right) \times Electrode (O1/O2, PO7/PO8) ANOVAs on mean amplitude components did not reveal any significant main effect or interaction involving the factor condition. Therefore, P1 mean amplitude did not differ among conditions at posterior sites (mean values collapsed across four electrodes, CD = 2.346 μ V, CB = 2.106 μ V, NCC = 2.333 μ V); neither did N1 component mean amplitude (mean values collapsed across four electrodes, CD = -6.219 μ V, CB = -6.465 μ V, NCC = -6.215 μ V).

S2-ERP results. Differences in the P3 component, approximately 480–800 msec post-S2 onset, were analyzed using ANOVA of Condition (CD, CB, NCC) \times Electrode (occipital, parietal-occipital, parietal) \times Region (left, right, midline). Analyses revealed a significant effect of condition

Figure 3. Illustration of the differences found in the postchange theta band effect, marked as (4) in Figure 1. (A) Topographic maps of TF energy at 500 msec post-S2 onset averaged across single trials in the 3–5 Hz frequency range, showing the distribution of the sustained theta component, larger in the CD condition. (B) Estimated marginal means of power for the frontal-parietal electrode cluster (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) in the same frequency range for the time windows analyzed following the onset of S2. Asterisks indicate the time windows in which power was significantly higher for CD trials (dark gray bars) than for the CB (black bars) and NCC (light gray bars) trials.

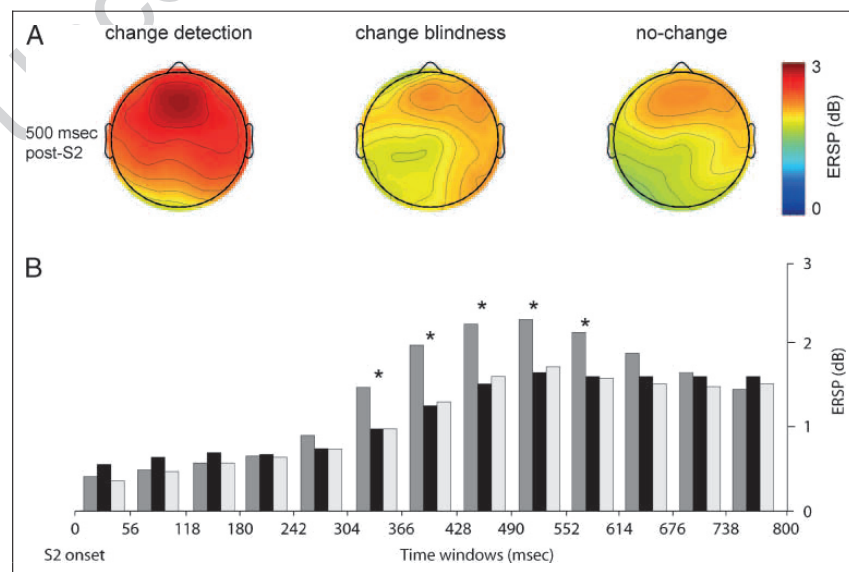
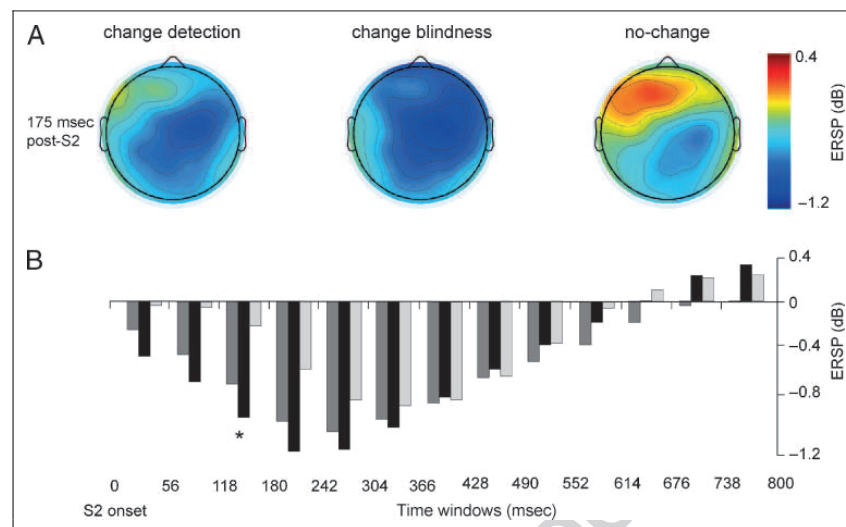


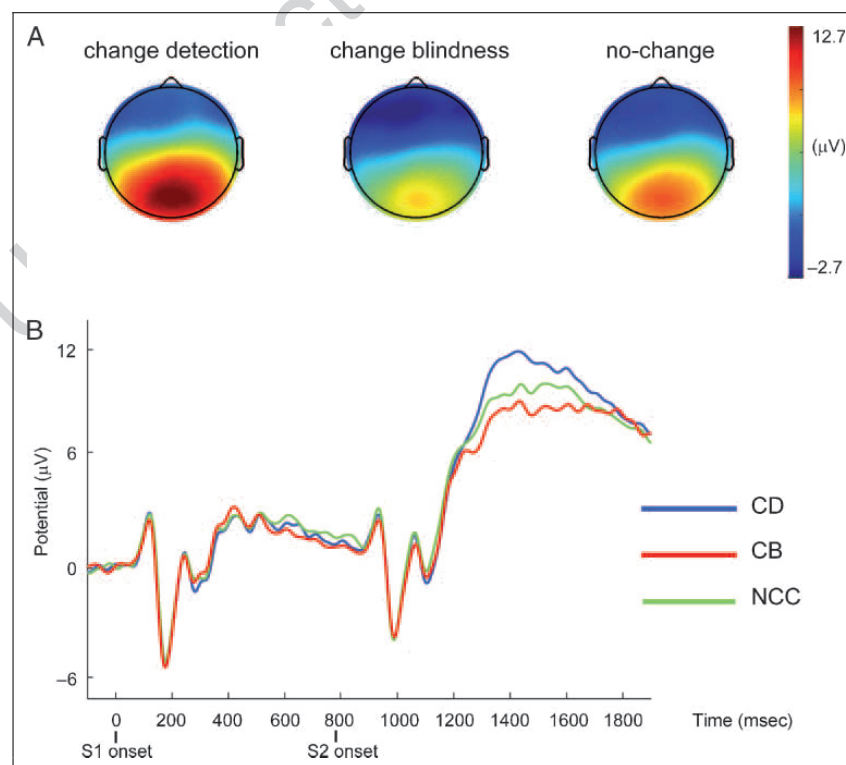
Figure 4. Illustration of the differences found in the postchange beta band effect, marked as (3) in Figure 1. (A) Topographic maps of TF energy at 175 msec post-S2 onset averaged across single trials in the 15–17 Hz frequency range, showing the anterior distribution of the transient beta component (number 3 in Figure 1), larger in the CD and CB conditions. (B) Estimated marginal means of power for the frontal electrode cluster (F3, Fz, F4, C3, Cz, C4, P3, Pz, P4) in the same frequency range for the time windows analyzed following the onset of S2. Asterisks indicate the time windows in which power suppression was significantly higher for CD (dark gray bars) and CB (black bars) trials than for the NCC (light gray bars) trials.



[$F(2, 40) = 15.383, p = .000$] because of a larger P3 for CD (mean = 11.413 μV) relative to CB (mean = 8.169; $p = .001$) and NCC (mean = 9.411, $p = .005$; see Figure 5). Bonferroni post hoc corrected tests revealed that

P3 amplitude was not different between CB and NCC ($p = .057$). Differences in the P3 component at analogous latencies were also observed at central and frontal sites. ANOVAs performed with Condition (CD, CB, NCC) \times Elec-

Figure 5. (A) Scalp maps show the topographic distribution of average potential at latency 1300 msec (500 msec post-S2 onset) for each condition. (B) Grand-averaged ERP waveforms at Pz location for the CD, CB, and NCC conditions. Analyses revealed that post-S2 P3 component amplitude was significantly higher for CD than for CB and NCC trials. No differences were found between these latter conditions.



trode (frontal, frontal-central, central) \times Region (left, right, midline) revealed a significant effect of condition [$F(2, 40) = 9.943, p = .000$], because of larger amplitudes of CD (mean = 6.601) compared with CB condition (mean = 4.225). Bonferroni post hoc corrected tests did not reveal significant differences between CD–NCC (NCC mean = 5.223; $p = .070$) and CB–NCC ($p = .056$).

HEOG results. Analyses performed on HEOG activity did not reveal any significant effect or interaction (i.e., Condition: [$F(2, 40) = .034, p = .967$]), thus indicating that peripheral CD task was performed without any systematic horizontal eye movements.

EXPERIMENT 2

To further understand the effect that the amount of processing resources applied to the task could have on the results obtained in Experiment 1, we performed a second experiment including two different WM load conditions in which the allocation of the observers' attention was controlled by means of endogenous cues.

Methods

A subset of eight participants took part in this control test. Stimuli, procedure, electrophysiological recording parameters, and procedures employed for the statistical analyses of the oscillatory activity were similar to those used before but for the following differences. First, in each trial, an endogenous cue (a central arrow lasting for 200 msec) pointing to one of the visual hemifields (left or right) was presented preceding in 800 msec the onset of S1. Participants were instructed to look for a change in the visual hemifield indicated by the arrow without displacing their gaze from the central fixation point. Second, two different conditions were employed, one in which four items were presented (four-item condition), and another one in which displays contained eight items (eight-item condition). In each trial, half of the gratings were presented in the left and half in the right hemifields. Subjects performed 30 blocks for the eight-item condition and 20 blocks for the four-item condition, with 32 trials per block in both conditions. Third, given that in Experiment 1 the confidence scale did not provide any useful information, it was not included in Experiment 2. Fourth, because of the inclusion of the orienting cue, data were epoched into longer segments (5198 msec, -2500 to 2698 msec relative to S1 onset) to have a baseline period previous to the onset of the cue similar in length to that employed in Experiment 1 (1500 msec). Finally, as long as only CD trials were included into analysis (see next section), repeated measures ANOVAs included "condition" (eight-item, four-item) and "electrode" (frontal-parietal including F3/4, Fz, FC3/4, FCz, P3/4, and Pz and parietal-occipital including PO7/8, O1/2, and Oz) as factors to establish the differences between conditions.

Results

Behavioral Results

Participants' performance was more accurate in the four-item condition (CB rate, four-item: 11.98%; CB rate, eight-item: 51.36%). FA rates were low (four-item, 1.69%; eight-item, 5.97%), which allowed us to state that participants performed properly in both conditions. The expected small CB rate for the four-item condition prevented us to include CB trials in subsequent analyses. As a consequence, comparisons in TF analyses were restricted to CD trials and performed on data sets of approximately 100 trials per condition for each subject.

TF Results

Figure 6 shows the TF spectra averaged across subjects of the CD trials at Oz for the four-item and eight-item conditions, along with a topographic map of TF energy at 200 msec post-S1 onset.

TF plots show similar features to those seen in the main experiment, that is, a broadly distributed transient power increase in the theta range (3–8 Hz) following the presentation of both S1 (50–375 msec post-S1) and S2 (50–375 msec post-S2) and power suppressions in the alpha and low beta bands (8–20 Hz, 150–500 msec post-S1; 8–20 Hz, 150–500 msec post-S2) widely distributed over the scalp, as well as a sustained power increase in the theta band (3–8 Hz) starting about 300 msec after the onset of S2 and lasting until the end of the epoch. All these oscillatory components were observed in the four-item and the eight-item conditions.

ANOVAs showed a significant main effect of condition in the theta band (3–5 Hz) at posterior locations (PO7, PO8, O1, Oz, O2) in several consecutive time windows, 130–192 msec [$F(1, 7) = 28.841, p = .003$], 192–252 msec [$F(1, 7) = 9.312, p = .001$], and 252–314 msec [$F(1, 7) = 28.373, p = .003$] because of more pronounced power enhancement for the eight-item relative to the four-item condition. Interestingly, these frequency and time ranges are coincident with those in which CB trials differed from the CD and NCC trials in the main experiment. No significant effects were found in any other band of interest.

DISCUSSION

People frequently fail to detect changes in their visual environment, even when these changes are expected and observers actively look for them. There have been recurrent proposals that this CB phenomenon could have different causes and affect different stages of the processing of a visual scene (for an extensive review, see Simons, 2000). However, most of the studies have restricted their interest to the processes involved once the change has already occurred, and little is known about the activity preceding a change and how it could affect the CD process. The aim of the present study was to shed

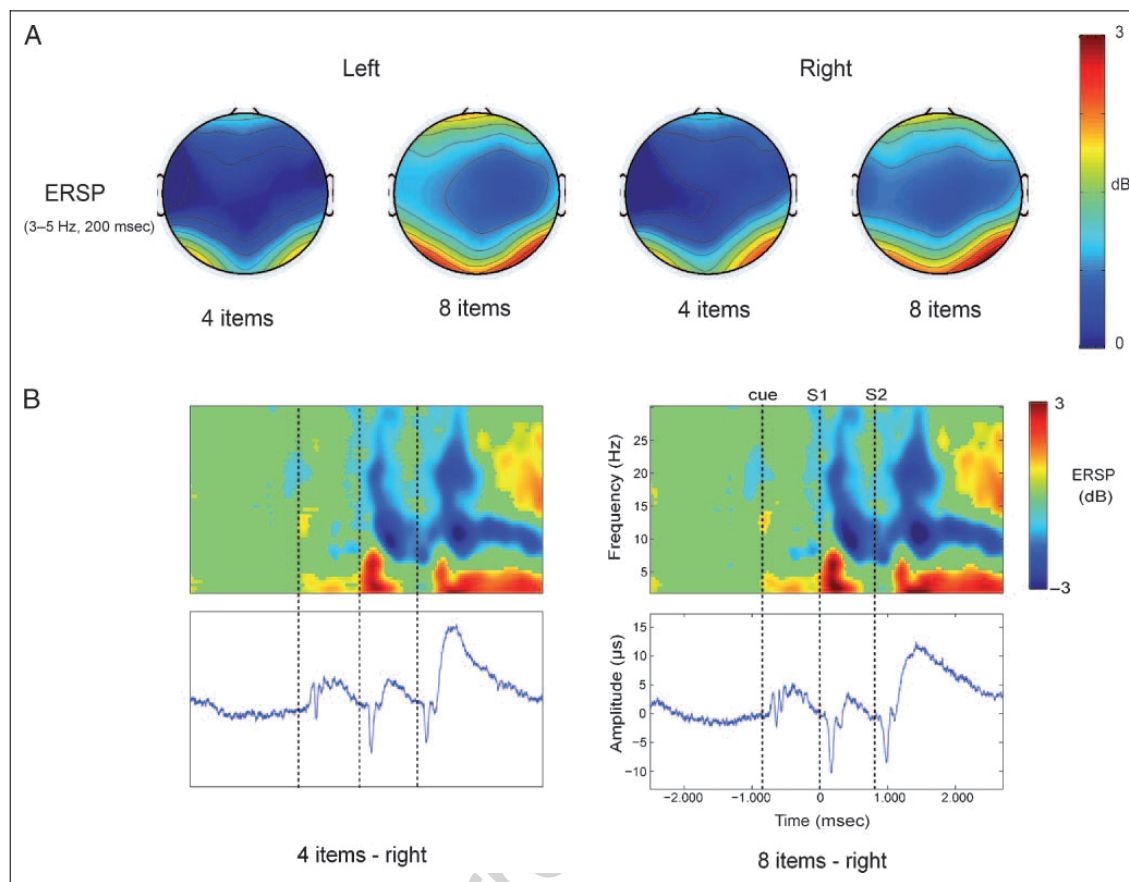


Figure 6. Results found in Experiment 2. (A) Topographic maps display the TF energy at 200 msec post-S1 onset averaged across single trials in the 3- to 5-Hz frequency range, showing the posterior distribution of the transient theta component, larger in the eight-item condition for both left and right changes. (B) TF plots in a 2–30 Hz frequency range at midline electrode Oz, grand-averaged across subjects, corresponding to changes in the right hemifield for the four-item and eight-item conditions. Results are baseline corrected (–2500 to –1000 msec), producing negative and positive values (areas in blue and red, respectively). Analyses showed that the power of the transient theta component (3–8 Hz) that follows the presentation of S1 (50–375 msec post-S1) was significantly higher in the eight-item condition.

light on this question. Results indicated that differences in neural oscillatory activity related to the processing of the prechange display could determine whether a change that is about to occur will be detected. These differences are observable in the theta and alpha bands. In addition, distinctive activity related to awareness of a change was observed in the theta band, following the onset of the change. Finally, we found some evidence in the beta band showing that changes may have been registered to a certain extent even when observers report not to have perceived them.

Oscillatory Activity Related to the Detection of a Change

After the onset of S2, that is, once the change has occurred, CD, when compared with CB and NCC, was associated with

more pronounced power enhancing at frontal, central, and parietal locations 300–600 msec post-S2 onset in a 3–5 Hz frequency range. No differences were observed between CB and NCC trials. This result is in agreement with previous studies linking theta activity at anterior locations to attention orienting toward target stimuli (Basar-Eroglu, Basar, Demiralp, & Schürmann, 1992).

In addition, the latency and topography of this activity, along with its modulation by the detection of changes makes it consistent with the appearance of the P3 ERP component found here, which has been observed during conscious detection of visual changes (Pourtois et al., 2006; Eimer & Mazza, 2005; Fernandez-Duque et al., 2003; Koivisto & Revonsuo, 2003). The presence of oscillatory theta activity during P3 development has been found by several studies in the past (Yordanova & Kolev, 1998; Basar-Eroglu et al., 1992). The higher amplitudes of P3 for CD relative

to the other conditions and the lack of differences between NCC and CB have been linked to a postperceptual effect, probably reflecting decision and response selection stages or some form of memory updating (Polich & Kok, 1995). Finally, this result is also congruent with fMRI findings indicating that conscious detection of visual changes involves activations on a frontal-parietal network commonly associated with selective attention (Beck et al., 2001). The role of this activity might be able to control the deployment of attention to the location of a change to allow further processing of the item that has changed (Pessoa & Ungerleider, 2004).

Oscillatory Activity Related to CB

Differences in the oscillatory activity related to CB were patent as early as within the 500 msec that followed the onset of the prechange display in the form of a transient power increase in the theta band (3–5 Hz) between 120 and 300 msec post-S1 onset at parietal-occipital and occipital sites followed by a power suppression in the alpha band (13–15 Hz) in a time window from 300 to 500 msec post-S1 at frontal, central, and parietal sites.

Early enhancements of theta activity following the presentation of a stimulus have been found in earlier studies (Tesche & Karhu, 2000; Gevins, Smith, McEvoy, & Yu, 1997) and have been related to stimulus perceptual processing as well as to memory (Jensen & Tesche, 2002; Gevins et al., 1997; Klimesch, 1996) and attention (Green & McDonald, 2008; Basar-Eroglu et al., 1992) processes. Links between theta activity and WM have been established by means of high-resolution EEG (Gevins et al., 1997) and coherence analyses (Sarnthein, Petsche, Rappelsberger, Shaw, & von Stein, 1998). According to Klimesch (1996), theta frequency oscillations in occipital cortex would be involved in the maintenance of WM. Actually, theta oscillations at occipital cortical sites have been reported while subjects were holding items in WM over the course of a delay period (Raghavachari et al., 2001), and several studies have found that general increases in WM demands are sufficient for enhancing theta activity (Jensen & Tesche, 2002; Tesche & Karhu, 2000). However, it is known that there is a functional overlap in the mechanisms of WM and visual attention (Awh & Jonides, 2001). Moreover, some authors have stated that the early theta power increase during WM tasks is not mainly related to encoding and/or retrieval but rather represents an EEG correlate of focused attention to target stimuli (Missonnier et al., 2006). Along those lines, there is some evidence showing strong evoked theta activity during neuropsychological paradigms involving focused attention (Basar-Eroglu et al., 1992). More recently, Green and McDonald (2008), employing a beamformer spatial filter to reconstruct the anatomical sources of low-frequency oscillations, found that theta enhanced in posterior areas during the first 300 msec following the appearance of attention-directing cues, that is, in relation to voluntary attention control.

Results from Experiment 2 show that theta enhancements in response to the appearance of S1 are in our task modulated by WM load, so that the higher the WM demands are, the more pronounced the theta power enhancement is. Taking into account the functional overlap between attention and WM, higher WM demands would also impose the recruitment of more attentional resources. These results would support an interpretation of the theta band modulations found in Experiment 1, according to which CB trials were receiving more processing resources (i.e.: WM) than CD or NCC trials.

Results found in the alpha band point in the same direction. Early effects on theta activity were followed in the present experiment by power suppression in the alpha band, more pronounced for CB trials. Alpha power has been demonstrated to be inversely related to mental activity and has subsequently been used as an indirect measure of brain activation. According to Pfurtscheller and Lopes da Silva (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999), alpha suppression (in terms of event-related desynchronization, ERD) can be interpreted as a direct correlate of the amount of cortical activity involved in the processing of sensory or cognitive information (Pfurtscheller & Klimesch, 1990). Thus, when the demand for processing resources increases, the size of the neural network would also increase, which would translate into enhanced or more widespread power suppression (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999).

The alpha generating system is linked to the thalamo-cortical networks responsible for WM (Klimesch, 1997). Alpha power suppression has been shown to increase with WM load (Gevins et al., 1997). However, it has been shown that the WM system includes two components (Smith & Jonides, 1999): short-term storage, located in posterior brain regions, and attention-related executive processes, located in anterior areas, that operate on the contents of storage. Because increased alpha suppression was found at frontal and central areas but not at posterior sites, we could hypothesize that, even if the effects on alpha suppression were because of differences in WM load, the attention-related component of the WM would also be involved. In this regard, several EEG studies have described such alpha power suppressions following the onset of a stimulus under attention conditions in which WM is not involved (Fan et al., 2007). These results have found support in fMRI works that have correlated attentional modulations reflected by alpha power suppression with modulations in the activity of frontal-parietal cortices (Laufs et al., 2003), which are known to be attention modulating areas (Corbetta & Shulman, 2002). The widely distributed alpha effect found here would be in agreement with those studies, both because of the time window and the scalp distribution of the effect, and could be interpreted as CB trials receiving a more intense recruitment of attention resources.

Taking into account evidences showing that both theta enhancements and alpha suppression are linked to a more pronounced recruitment of cognitive resources, it would

be expected that the more pronounced these modulations are, the more in detail the prechange display would be encoded, and therefore, better performance would be achieved. However, this prediction did not find support neither in behavioral nor in electrophysiological data (see previous sections), and these modulations were in fact associated with CB (with a high statistical significance). One possible explanation for this paradox could be that these differences were related to the encoding strategy employed by the observers (see Schmiedt, Meistrowitz, Schwendemann, Herrmann, & Basar-Eroglu, 2005). Because only a small number of items can be simultaneously attended (Pashler, 1988) and sometimes presentation times are insufficient for attending and encoding all the items in a scene, the strategy selected by the observers in a CD task may be critical for a change to be detected. This means that successful CD would not be determined by the amount of processing resources applied on a scene but by their application in the best possible way to ensure the adequate encoding of the scene. This may be particularly important in the present experiment for several reasons. First, the blank screen interposed between the two displays prevents the “transient” that usually accompanies a change from signaling its occurrence, which would facilitate its automatic detection, and makes it necessary to retain some information from the first display in visual STM (VSTM) to detect a subsequent change. Second, each display was present for only 133 msec. Given that the rate of consolidation in VSTM has been estimated in approximately 50 msec per item (Vogel, Woodman, & Luck, 2006), the brief presentation time used in our experiment may not allow a thorough item-by-item encoding of the whole scene. Third, it should be noted that displays were composed of four items, a number bordering the limits of VSTM, which have been estimated in three to four elements in CD tasks (Luck & Vogel, 1997). Taking these points into account, one could hypothesize that a strategy based on the intense recruitment of processing resources in an attempt to accurately encode the whole scene item-by-item would not be the most efficient one, whereas a strategy based on a more distributed (as opposed to a more intense) application of resources could favor the detection of changes. Distribution of resources would allow the composition of a more general image, encoded as only one figure instead of requiring separate encoding of each of the items. This strategy would, thus, impose fewer demands on WM, which would be reflected in less pronounced theta enhancements and alpha suppressions. The characteristics of the task itself seem to favor a strategy of this kind. Because the orientation of the items in our task was randomized for each prechange display, it is even possible that some trials were benefited by a prechange configuration that favors grouping, which would impose lower WM demands (Landmann, Spekrijse, & Lamme, 2004) and result in correct judgments being more likely. Similarly, differences in the oscillatory activity found in the CB condition could be because of these trials contain-

ing displays that impose higher WM demands on the observers, either because the displays do not favor such a grouping or because, regardless of the initial display configuration, subjects choose a strategy that involves item-by-item codification.

Among CB studies, only a few ERP works have addressed the issue of prechange activity (Pourtois et al., 2006; Koivisto & Revonsuo, 2005) in the past and have proposed different electrophysiological prechange predictors of CB. Interestingly, although the markers proposed are different in each experiment, perhaps owing to differences in the designs of their respective tasks, both studies reached the conclusion that changes were more likely to be detected if attention was not focused on any particular location of the display but distributed more globally.

In summary, the effects found in the theta and alpha bands in Experiment 1 seem to reflect more intense recruiting of cognitive resources during the encoding of the prechange display in CB trials. This interpretation is supported by results in Experiment 2 showing that theta enhancements were in this task modulated by WM load. This intensive recruitment of resources could result from strategic decisions made by the subjects, seeking to ensure a certain rate of correct CD, or from a prechange configuration that did not allow the employment of less demanding but more efficient memory strategies. Attention and memory mechanisms might be involved, and future research should be addressed to study in depth their specific contributions to the oscillatory activity during CD.

Implicit Detection of Changes

Trials containing a change, whether detected or not, showed a higher power decrease than no-change trials in response to the onset of the change in a TF window from 15 to 17 Hz and between 118 and 180 msec post-S2 at frontal locations. The notion that changes may be detected without the involvement of conscious awareness is supported by similar findings in other domains. There is a rich literature showing that information can be represented and have an impact on behavior without such processing leading to awareness (Hannula, Simons, & Cohen, 2005). Regarding CD, several studies provide support to the idea that change can be represented outside awareness (Fernandez-Duque & Thornton, 2000; Smilek, Eastwood, & Merikle, 2000). Only a few works, however, have found indications of implicit representation of changes other than those strictly behavioral. One of these exceptions comes from a study by Fernandez-Duque et al. (2003), who used a flicker paradigm in which the original and the changed image were cyclically repeated. These authors observed an anterior effect on the ERP waveform between 240 and 300 msec after a change onset, a result that has been recently replicated (Kimura et al., 2008) employing a one-shot paradigm, thus ruling out the possible amplification of the implicit effect because of repetition of stimuli (a possibility suggested by Pourtois et al., 2006).

The analysis of the oscillatory activity performed in the present experiment allowed us to obtain further evidence on this point. More pronounced power suppressions in a frequency band between 15 and 17 Hz were observed at anterior locations for trials containing a change, whether it was detected or not, when compared with NCC trials. The latency in which this difference was found, along with its anterior scalp distribution, are coherent with the ERP evidences reported by those previous works. Our results may also be congruent with a recent fMRI study in which, employing a variant of the contextual cueing paradigm, evidence of the involvement of the anterior pFC in implicit processing of environmental changes was found (Pollmann & Manginelli, 2009). As suggested by these authors, the role of this area may be to redirect attention to changes in our environment to allow their further processing, even in the absence of conscious awareness.

CONCLUSIONS

This study allowed us to identify different oscillatory patterns at distinct TF windows during a CD task. Postchange differences in the theta band, widely distributed over the scalp, proved to be explicitly associated with the aware detection of a change, rather than with a correct response or with the mere occurrence of a change. Prechange differences on posterior locations in the theta band and broadly distributed over the scalp in the alpha range correlated with CB. Finally, we identified early postchange effects in the beta band on frontal locations that provide some evidence of implicit CD. Necessary future research may include the deliberate manipulation of attention and WM load to clearly understand their impact on the oscillatory activity in CB tasks and to shed further light on their involvement in the CD process.

UNCITED REFERENCES

Sederberg, Kahana, Howard, Donner, & Madsen, 2003
Treisman & Gelade, 1980

Acknowledgments

This study was supported by two grants from the Spanish MEC (SEJ2007-61397 and PSI2010-21427).

Reprint requests should be sent to Álvaro Darriba, Department of Clinical Psychology and Psychobiology, Faculty of Psychology, Campus Sur S/N 15782, Santiago de Compostela, Galicia, Spain, or via e-mail: alvaro.darriba@usc.es.

REFERENCES

Awh, E., & Jonides, J. (2001). Overlapping mechanisms of attention and spatial working memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 119–126.
Basar-Eroglu, C., Basar, E., Demiralp, T., & Schurmann, M. (1992). P300-response: Possible psychophysiological correlates in

delta and theta frequency channels. A review. *International Journal of Psychophysiology*, 13, 161–179.
Beck, D. M., Muggleton, N., Walsh, V., & Lavie, N. (2006). Right parietal cortex plays a critical role in change blindness. *Cerebral Cortex*, 16, 712–717.
Beck, D. M., Rees, G., Frith, C. D., & Lavie, N. (2001). Neural correlates of change detection and change blindness. *Nature Neuroscience*, 4, 645–650.
Bell, A. J., & Sejnowski, T. J. (1995). An information-maximization approach to blind separation and blind deconvolution. *Neural Computation*, 7, 1129–1159.
Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 201–215.
Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134, 9–21.
Digiacomo, M. R., Marco-Pallarés, J., Flores, A. B., & Gómez, C. M. (2008). Wavelet analysis of the EEG during the neurocognitive evaluation of invalidly cued targets. *Brain Research*, 1234, 94–103.
Eimer, M., & Mazza, V. (2005). Electrophysiological correlates of change detection. *Psychophysiology*, 42, 328–342.
Fan, J., Byrne, J., Worden, M. S., Guise, K. G., McCandliss, B. D., Fossella, J., et al. (2007). The relation of brain oscillations to attentional networks. *The Journal of Neuroscience*, 27, 6197–6206.
Fernandez-Duque, D., Grossi, G., Thornton, I. M., & Neville, H. J. (2003). Representation of change: Separate electrophysiological markers of attention, awareness, and implicit processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 491–507.
Fernandez-Duque, D., & Thornton, I. M. (2000). Change detection without awareness: Do explicit reports underestimate the representation of change in the visual system? *Visual Cognition*, 7, 323–344.
Gevins, A., Smith, M. E., McEvoy, L., & Yu, D. (1997). High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: Effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cerebral Cortex*, 7, 374–385.
Green, J. J., & McDonald, J. J. (2008). Electrical neuroimaging reveals timing of attentional control activity in human brain. *PLoS Biology*, 6, e81.
Grimes, J. (1996). On the failure to detect changes in scenes across saccades. In K. Akins (Ed.), *Perception (Vancouver studies in cognitive science)* (Vol. 2, pp. 89–110). New York: Oxford University Press.
Gruber, W. R., Klimesch, W., Sauseng, P., & Doppelmayr, M. (2005). Alpha phase synchronization predicts P1 and N1 latency and amplitude size. *Cerebral Cortex*, 15, 371–377.
Hannula, D. E., Simons, D. J., & Cohen, N. J. (2005). Imaging implicit perception: Promise and pitfalls. *Nature Reviews Neuroscience*, 6, 247–255.
Jensen, O., & Tesche, C. D. (2002). Frontal theta activity in humans increases with memory load in a working memory task. *European Journal of Neuroscience*, 15, 1395–1399.
Kiebel, S. J., Tallon-Baudry, C., & Friston, K. J. (2005). Parametric analysis of oscillatory activity as measured with EEG/MEG. *Human Brain Mapping*, 26, 170–177.
Kimura, M., Katayama, J., & Ohira, H. (2008). Event-related brain potential evidence for implicit change detection: A replication of Fernandez-Duque et al. (2003). *Neuroscience Letters*, 448, 236–239.
Klimesch, W. (1996). Memory processes, brain oscillations and EEG synchronization. *International Journal of Psychophysiology*, 24, 61–100.
Klimesch, W. (1997). EEG-alpha rhythms and memory processes. *International Journal of Psychophysiology*, 26, 319–340.

- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 53, 63–88.
- Koivisto, M., & Revonsuo, A. (2003). An ERP study of change detection, change blindness, and visual awareness. *Psychophysiology*, 40, 423–429.
- Koivisto, M., & Revonsuo, A. (2005). Prechange event-related potentials predict change blindness in various attention conditions. *NeuroReport*, 16, 869–873.
- Laloyaux, C., Destrebecqz, A., & Cleeremans, A. (2006). Implicit change identification: A replication of Fernandez-Duque and Thornton (2003). *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32, 1366–1379.
- Landman, R., Spekreijse, H., & Lamme, V. A. (2003). Large capacity storage of integrated objects before change blindness. *Vision Research*, 43, 149–164.
- Laufs, H., Kleinschmidt, A., Beyerle, A., Eger, E., Salek-Haddadi, A., Preibisch, C., et al. (2003). EEG-correlated fMRI of human alpha activity. *Neuroimage*, 19, 1463–1476.
- Lee, T. W., Girolami, M., & Sejnowski, T. J. (1999). Independent component analysis using an extended infomax algorithm for mixed subgaussian and supergaussian sources. *Neural Computation*, 11, 417–441.
- Levin, D. T., & Simons, D. J. (1997). Failure to detect changes to attended objects in motion pictures. *Psychonomic Bulletin and Review*, 4, 501–506.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 390, 279–281.
- Oken, B. S., & Chiappa, K. H. (1986). Statistical issues concerning computerized analysis of brainwave topography. *Annals of Neurology*, 19, 493–497.
- O'Regan, J. K., Rensink, R. A., & Clark, J. J. (1999). Change-blindness as a result of "mudsplashes". *Nature*, 398, 34.
- Pashler, H. (1988). Familiarity and visual change detection. *Perception & Psychophysics*, 41, 285–292.
- Pessoa, L., & Ungerleider, L. G. (2004). Neural correlates of change detection and change blindness in a working memory task. *Cerebral Cortex*, 14, 511–520.
- Pfurtscheller, G., & Klimesch, W. (1990). Topographical display and interpretation of event-related desynchronization during a visual-verbal task. *Brain Topography*, 3, 85–93.
- Pfurtscheller, G., & Lopes da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: Basic principles. *Clinical Neurophysiology*, 110, 1842–1857.
- Phillips, W. A. (1974). On the distinction between sensory storage and short-term visual memory. *Perception & Psychophysics*, 16, 368–373.
- Polich, J., & Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: An integrative review. *Biological Psychology*, 41, 103–146.
- Pollmann, S., & Manginelli, A. A. (2009). Early implicit contextual change detection in anterior prefrontal cortex. *Brain Research*, 1263, 87–92.
- Pourtois, G., De Pretto, M., Hauert, C. A., & Vuilleumier, P. (2006). Time course of brain activity during change blindness and change awareness: Performance is predicted by neural events before change onset. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 2108–2129.
- Raghavachari, S., Kahana, M. J., Rizzuto, D. S., Caplan, J. B., Kirschen, M. P., Bourgeois, B., et al. (2001). Gating of human theta oscillations by a working memory task. *Journal of Neuroscience*, 21, 3175–3183.
- Rensink, R. A. (2000). The dynamic representation of scenes. *Visual Cognition*, 7, 17–42.
- Rensink, R. A., O'Regan, J. K., & Clark, J. J. (1997). To see or not to see: The need for attention to perceive changes in scenes. *Psychological Science*, 8, 368–373.
- Samthein, J., Petsche, H., Rappelsberger, P., Shaw, G. L., & von Stein, A. (1998). Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 95, 7092–7096.
- Schmiedt, C., Meistrowitz, A., Schwendemann, G., Herrmann, M., & Basar-Eroglu, C. (2005). Theta and alpha oscillations reflect differences in memory strategy and visual discrimination performance in patients with Parkinson's disease. *Neuroscience Letters*, 388, 138–143.
- Sederberg, P. B., Kahana, M. J., Howard, M. W., Donner, E. J., & Madsen, J. R. (2003). Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall. *The Journal of Neuroscience*, 23, 10809–10814.
- Simons, D. J. (2000). Current approaches to change blindness. *Visual Cognition*, 7, 1–15.
- Smilek, D., Eastwood, J. D., & Merikle, P. M. (2000). Does unattended information facilitate change detection? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 26, 480–487.
- Smith, E. E., & Jonides, J. (1999). Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science*, 283, 1657–1661.
- Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 151–162.
- Tesche, C. D., & Karhu, J. (2000). Theta oscillations index human hippocampal activation during a working memory task. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 97, 919–924.
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12, 97–136.
- Vogel, E. K., Woodman, G. F., & Luck, S. J. (2006). The time course of consolidation in visual working memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32, 1436–1451.
- Yordanova, J., & Kolev, V. (1998). Single-sweep analysis of the theta frequency band during an auditory oddball task. *Psychophysiology*, 35, 116–126.